EWOLUCJA
Nr 4 grudzień 2011

ZAKŁAD PALEOBIOLOGII I EWOLUCJI UW
INSTYTUT PALEOBIOLOGII PAN
MUZEUM EWOLUCJI

Tajemnica „pra-pióra” z jurajskiego jeziora Karatau

ISSN 1730-48
WARSZAWA 2011

Instytut Paleobiologii PAN

MUZEUM EWOLUCJI

www.paleo.pan.pl/museum/museumpl.html
Pałac Kultury i Nauki
(wejście od ulicy Świętokrzyskiej)
00-110 Warszawa
tel.22 6566637, fax 226206225,e-mail: paleo@twarda.pan.pl

WYSTAWA

Tajemnica „pra-pióra” z jurajskiego jeziora Karatau

Najważniejszym eksponatem wystawy jest tajemnicza skamieniałość znaleziona w stanowisku Aulie w górach Wielki Karatau na południowym krańcu Kazachstanu. Pod wieloma względami przypomina skamieniały szczątek znaleziony przed laty w tym miejscu przez ekspedycje rosyjskie i przechowywany obecnie w Instytucie Paleontologicznym RAN w Moskwie. Przez ornitologa Aleksandra S. Rautiana został w 1978 roku zinterpretowany jako pra-pióro, pośrednie między łuską gadzią a prawdziwym ptasim piórem. Właściciela pra-pióra A.S. Rautian nazwał *Praeornis sharovi*. Przedstawiony przez niego scenariusz przemian ewolucyjnych jest niezgodny z powszechnie przyjętymi wyobrażeniami o genezie piór i z tego powodu spotkał się z niewiarą. Sceptycy twierdzą, że to pierzasty liść. Moskiewski okaz jest mocno zwietrzały i nie ma w nim pierwotnej substancji organicznej. Nowy warszawski okaz jest natomiast całkiem świeży. Dzięki temu można było przeprowadzić pomiar proporcji pomiędzy stabilnymi izotopami węgla, która jest całkiem odmienna w tkankach roślin i zwierząt. Okazało się, że skład pra-pióra jest taki, jak stowarzyszonych z nim szczątków rybich a całkiem odmienny od liści z tych samych warstw. Daje to mocne wsparcie hipotezie Rautiana, choć ostatecznym rozstrzygnięciem mogłoby być dopiero znalezisko szkieletu wraz piórami. To wymagałoby kolejnych ekspedycji do Karatau.

EWOLUCJA
Nr 4 grudzień 2011

SPIS TREŚCI

2 Ekosystem jurajskiego jeziora Karatau i jego otoczenia
Tomasz Sulej, Roksana Socha & Grzegorz Niedźwiedzki

Tysiące perfekcyjnie zachowanych owadów, setki kompletnych szkieletów ryb, futro zachowane na skamieniałych gadach latających – to źródła sławy stanowisk kopalnych w górach Wielkiego Karatau na południu Kazachstanu. Poszczególne warstewki wapiennego osadu z dna jurajskiego jeziora zapisały następstwo pór suchych i deszczowych każdego roku sprzed 250 mln lat i udokumentowały niezwykłą naturę świata żywego wokół jeziora. Ekspedycja przeprowadzona przez badaczy z Instytutu Paleobiologii PAN nawiązuje do polskiego śladu w historii badań paleontologicznych w tym rejonie świata.

16 Świat owadów jury Karatau
Dagmara Żyła & Piotr Węgierek

Jezioro Karatau zmieniało się w trakcie ponad stu tysięcy lat istnienia a wraz z nim zmieniał się skład fauny lądowej w jego otoczeniu. Najpełniejszy zapis tych przemian dają liczące dziesiątki tysięcy okazów skamieniałe owady. Pokazują epizod z początków ewolucji owadów dziś na Ziemi dominujących: muchówek, błonkówek czy motyli.

26 Paleoniski jeziora Karatau – żywe skamieniałości czasów jurajskich
Roksana Socha

W czasach, kiedy powstało i zanikło jezioro Karatau, w wodach słodkich nie było jeszcze ryb cienkołuskich, dziś przeważających we wszystkich wodnych ekosystemach. Ich miejsce wciąż zajmowały ryby o grubych łuskach pokrytych emalią, chroniące się przed drapieżcami pancerzem, a nie ościami czy zwinnością, jak ryby dzisiejsze. Były już jednak niezależne od głównego nurtu próby pójścia tą drogą ewolucji.

32 Jak powstało ptasie pióro?
Tomasz Sulej & Grzegorz Niedźwiedzki

Wciąż nierozwiązaną zagadką jest geneza piór – bardzo złożonych keratynowych wytworów naskórka, wyłącznych dla ptaków. Przed laty wśród skamieniałości z jurajskiego jeziora Karatau znaleziono okaz uznany za pra-pióro o budowie pośredniej między gadzią łuską a prawdziwym piórem. Większość badaczy uznała je jednak za szczątek roślinny. Lepiej zachowany drugi okaz (trofeum polskiej ekspedycji) ma skład izotopowy odmienny od stowarzyszonych roślin a taki, jak szczątków zwierzęcych.

37 Beznogie czworonogi
Mateusz Tałanda

Wśród nowoczesnych gadów wyodrębniły się dwie drogi doskonalenia lokomocji: szybki bieg na wydłużonych, coraz bardziej spionizowanych kończynach, przy raczej sztywnym kręgosłupie, lub wspomaganie stosunkowo krótkich kończyn bocznymi wygięciami elastycznego kręgosłupa. Pierwsza droga, właściwa gadom naczelnym, doprowadziła do dinozaurów i ptaków. Druga, to przede wszystkim właściwość jaszczurek. Wynikła z niej skłonność do utraty kończyn.

42 Ryby dwudyszne z późnotriasowej rzeki i jeziora Krasiejowa
Piotr Skrzycki

Jeziorne osady Krasiejowa obfitują w łuski i płyty zębowe ryb dwudysznych, które niewiele różnią się od dzisiejszego australijskiego *Neoceratodus*. Z danych geologicznych wynika, że środowisko późnego triasu Krasiejowa było podobne w swojej sezonalności do tego, w którym bytują dzisiejsze ryby dwudyszne.

52 Ryby mięśniopłetwe we wczesnym dewonie Gór Świętokrzyskich
Marek Dec

Zarzucony kamieniołom Podłazie koło Daleszyc w Górach Świętokrzyskich dostarczył przed półwieczem znakomitego materiału do badań wczesnej ewolucji kręgowców. Badacze wracają do tego sławnego stanowiska kopalnego.

57 Władimir Prochorowicz Amalicki – życie dla sprawy
Siergiej W. Pietuchow

Warszawska szkoła paleontologii kręgowców stworzona przez Zofię Kielan-Jaworowską miała prekursora we wcześniejszych o ponad półwiecze badaniach profesora geologii i paleontologii rosyjskojęzycznego Cesarskiego Uniwersytetu Warszawskiego. Władimir P. Amalicki był patriotą o wielkich zasługach dla nauki rosyjskiej. W Polsce miał zaś złą sławę, jako zagorzały przeciwnik wprowadzenia języka polskiego do nauczania. Do historii obecnego Uniwersytetu przeszło pobicie go z tego powodu przez studentów („nieznanych sprawców") w 1905 roku. Jak w takim kontekście oceniać jego zasługi dla nieznającej wszak granic światowej nauki?

Biuletyn Muzeum Ewolucji Instytutu Paleobiologii PAN

Pałac Kultury i Nauki (wejście od ul. Świętokrzyskiej)

ISSN 1730-48

Redakcja
Jerzy Dzik
dzik@twarda.pan.pl

Biuletyn Muzeum Ewolucji EWOLUCJA jest wydawnictwem ukazującym się nieregularnie. Zamieszcza artykuły popularyzujące wiedzę o historii organizmów i ich środowiska, a szczególnie o uwarunkowaniach i mechanizmach ewlucyjnych przemian przyrody.

Ekosystem jurajskiego jeziora Karatau i jego otoczenia

Tomasz Sulej, Roksana Socha & Grzegorz Niedźwiedzki

Odsłonięcie Aulie w górach Karatau w Kazachstanie z jurajską florą i fauną należy do tych nielicznych stanowisk paleontologicznych, w których zachował się niemal cały zespół zwierząt żyjących przy brzegu i w wodach pradawnego jeziora. O wyjątkowości miejsca stanowi też to, że skamieniałości tam znajdowane często zachowały ślady po częściach miękkich, które utrwalają się tylko w nadzwyczajnych warunkach fosylizacji. Stanowisko to zaliczane jest do światowych skarbców skamieniałości (Konservat Fossil Lagerstätten), miejsc gdzie kopalne organizmy zachowane są z wyjątkowymi szczegółami anatomicznymi.

W 2006 roku prowadziliśmy tam prace wykopaliskowe a uzyskane w ich trakcie materiały są obecnie opracowywane naukowo przez nas i naszych współpracowników. Dołączyliśmy w ten sposób do długiego już szeregu badaczy sławnego jurajskiego jezioro Karatau.

Jak odkryto jurajskie jezioro Karatau

Jurajskie skamieniałości z gór Wielki Karatau znane są od połowy XIX wieku a badania nad nimi rozpoczęto w początkach XX wieku. Odkrycie stanowiska paleontologicznego Gal-

Widok na odsłonięcia formacji Karabastau (jasne skały) stanowiska Aulie podczas wykopalisk w 2006 roku

Profil geologiczny górnej części formacji Karabastau w stanowiska Aulie zestawiony z odsłonięć w różnych częściach osuwiska

Wapienie z matami mikrobialnymi i otoczakami zlepieńców w stropie formacji Karabastau

Przekroje przez laminowane dolomityczne wapienie pokazujące rytmiczne następstwo pór suchych (biały dolomit) i deszczowych (ciemny ił) oraz okresowe zaburzenia w rytmiczności

Okruchy węgla drzewnego w laminowanym wapieniu pokazujące stopień kompakcji uwodnionego osadu ilastego

Struktury spływowe w laminowanym wapieniu wskazujące kierunek nachylenia zbocza

Masowe występowanie skorupiaków z grupy Conchostraca na powierzchni łupku z górnej części profilu Aulie; koncentryczne linie na skorupkach wyznaczają kolejne doklejane do siebie wylinki

kino (obecnie Uspienovka) w 1921 roku na wychodni formacji Karabastau przypisywane jest A. A. Aniskowiczowi, inżynierowi poszukującemu złóż węgla. Intensywne prace wykopaliskowe prowadzone były w tym regionie przez badaczy z Rosji w latach czterdziestych, sześćdziesiątych i siedemdziesiątych ubiegłego stulecia. Uspienovka i Aulie (dawniej Michajłowka) to dwa najbogatsze w skamieniałości odsłonięcia, które dostarczyły tysięcy okazów.

Formacja Karabastau odróżnia się od innych jurajskich jednostek stratygraficznych w górach Karatau obecnością osadów wapiennych – wapieni dolomitycznych, wapieni oraz margli. Wiek formacji Karabastau określony był początkowo na późnojurajski – kimeryd ale nowsze badania sugerują nieco niższą pozycję stratygraficzną: kelowej-oksford. W stanowisku Aulie występują liczne szczątki roślin (w tym pyłki) i konchostraki, które mogą posłużyć do biostratygraficznej korelacji tych skał z profilami jurajskimi w Chinach.

Dzięki zbiegowi wielu szczególnych okoliczności (takich jak choćby klimat), przetrwało wiele niezwykle zachowanych szczątków organizmów, które na pozór nie miały szans na pozostawienie po sobie śladu w skałach. W jurze Karatau do takich znalezisk należą dziesiątki tysięcy przepięknych owadów, liczne liście i pędy roślin lądowych, szkielety kręgowców ze zmineralizowanymi miękkimi tkankami, a także dwa dotąd odkryte „pra-pióra". W wielu odsłonięciach występują szkielety ryb wyglądających jakby niedawno wyschły na plaży; jedynie to, że są płaskie, pozwala uzmysłowić sobie, jaka jest ich natura. Przekształcenie w twardą skałę (diageneza) osadów dawnego jeziora na szczęście dla badaczy nie wpłynęła na zawarte w nich szczegóły anatomiczne.

Fragmenty pędów skrzypów przyniesione przez prądy do jeziora Karatau; krótkie ostre listki na jednym z nich sugerują związek z triasowym Equisetites *i późniejszymi skrzypami; nasady długich liści drugiego to przejaw pierwotności i pokrewieństwa z triasowym* Neocalamites

Paprocie drobnozarodniowe z wilgotnych środowisk otoczenia jeziora Karatau: stosunkowo pierwotne pnącze Stachypteris turkestanica *i nieco bardziej zaawansowana* Coniopteris

Środowisko jeziora Karatau

Większość formacji skalnej Karabastau, która odsłania się na zboczu wzgórza Aulie ponad wioską Kaszarata (dawniej zwana Michajłowką) to laminowany dolomityczny wapień ilasty przypominający regularnością warstewek czwartorzędowe iły warwowe. Widać w nim naprzemienne milimetrowe warstewki jasne (z dużą zawartością dolomitu) i ciemne (z dużą zawartością iłu, uwęglonej substancji organicznej i pirytu, który utlenia się do gipsu). Warstewka ciemna, wzbogacona w materię organiczną, jest zapisem wzmożonej pierwotnej produkcji biologicznej mikroorganizmów fotosyntezujących, zapewne w toni wodnej. Warstewka jasna z kolei oznacza wytrącanie węglanu wapnia z wody, a więc wzmożone parowanie wskutek zwiększonego nasłonecznienia. Najprostszym wyjaśnieniem tego rodzaju rytmiczności jest powiązanie jej z porami roku – zakwitu wód pod koniec pory deszczowej i zagęszczania zawartości soli mineralnych pod koniec pory suchej. Liczbę warstewek w ponad 10 metrach miąższości formacji Karabastau szacuje się na około 150 tysięcy. Tyle więc lat zapewne trwało jezioro Karatau.

Laminowany osad na dnie jeziora długo pozostawał plastyczny, częste są bowiem pakiety warstewek, które fałdowały się spływając po zboczu. Być może był to skutek wstrząsów tektonicznych lub wpływ sztormów w przybrzeżnych obszarach jeziora. Z tej samej przyczyny co pewien czas do głębin jeziora wrzucane były masy żwiru z otoczakami czarnych karbońskich wapieni tworząc jęzory zlepieńca przewarstwiające się co pewien czas z laminowaną skałą wapienną.

Przetrwanie nienaruszonej laminacji jest anomalią. Po pierwsze, wymaga spokojnych wód nad powierzchnią osadu, zapewne więc w rejonie Aulie jezioro przez większość czasu sedymentacji formacji Karabastau było na tyle głębokie, że nie docierały do dna wpływy sztormowego falowania. W typowym jeziorze, choćby takim, jakie znamy dziś z terenu Polski, osad na dnie jest permanentnie mieszany (bioturbowany) przez organizmy zamieszkujące strefę przydenną, ryjące w osadzie, czy poszukujące w nim pokarmu. Organizmy denne (bentosowe), poprzez swoją aktywność homogenizują osad i uniemożliwiają utrwalenie delikatnego warstwowania takiego jak w formacji Karabastau. Musiał więc działać czynnik uniemożliwiający życie zwierzętom ben-

Miłorzęby z jurajskich lasów Karatau; podzielone liście Baiera *i liście nieodróżnialne od dzisiejszego miłorzębu* Gingko *należały prawdopodobnie do pierwotnych miłorzębów ze złożonymi kwiatami żeńskimi; delikatne liście* Czekanowskia ketovae *należały do rośliny z wielonasiennymi owocolistkami otwierającymi się dwuklapkowo*

Krótkolistne drzewo iglaste z rodziny Cheirolepidiaceae Brachyphyllum brikae

tosowym. Jego naturę zdradza występowanie pirytu w osadzie. Minerał ten jest końcowym etapem przemian siarczków żelaza, które powstają w środowisku, gdzie w wyniku aktywności bakterii z substancji organicznej powstaje trujący siarkowodór. Warunki na dnie jeziora Karatau były więc nieprzyjazne dla zwierząt. Na powierzchni osadu mogła jedynie formować się mata bakteryjna, która utrwalała laminację.

Dlatego wśród skamieniałości z głównej części formacji Karabastau nie ma szczątków zwierząt żyjących na dnie jeziora. Wśród ryb są wyłącznie gatunki pelagiczne. Zespół kopalny ze stanowiska Aulie dostarcza więc informacji przede wszystkim o (1) środowisku pelagicznym jeziora (ponad zatrutym dnem) czy wpływających do niego rzek, o (2) roślinności i zwierzętach otaczającego lądu, których szczątki przyniesione zostały do jeziora wraz z wodami spływającymi w porze deszczowej oraz o (3) zwierzętach latających, które lekkomyślnie zapędziły się nad wody jeziora lub zostały przeniesione przez wiatr wraz z pyłkami, zarodnikami i nasionami roślin.

Oczywiście, głębokowodne warunki z zatrutym siarkowodorem dnem nastały w rejonie Aulie dopiero wtedy, kiedy jezioro Karatau osiągnęło pewne rozmiary i zakończyły się stopniowo wraz z zapełnianiem zbiornika i ograniczaniem dopływu wód. Zapis wczesnych etapów rozwoju zbiornika nie jest dostępny do badań w stanowisku Aulie, jest tam jedynie zapis jego zanikania w górnej części odsłonięcia. Na płyciznach nie osadzał się już wówczas równolegle laminowany osad, lecz sinicowe wapienne naskorupienia. Okresowe kałuże i płytkie bajorka zasiedlały masowo pluskwiaki *Karataviella* z rodziny Corixidae oraz skorupiaki (konchostraki). Coraz więcej było spływów mas żwiru z otoczakami, aż wreszcie powstały grube ławice zlepieńca, który dziś wieńczy szczyt wzgórza.

Dzięki szczątkom konchostraków i pluskwiaków, które zamieszkują dziś wyłącznie płytkie zbiorniki słodkowodne, możemy być pewni, że jezioro Karatau było zbiornikiem słodkowodnym. W wyższej części profilu występują również struktury deformacyjne – szczeliny z wysychania, które świadczą o okresowym wysychaniu zbiornika.

Dla paleontologów to nie końcowe etapy rozwoju słodkowodnego jeziora Karatau są obiektem fascynacji, lecz skutki sytuacji, która miała miejsce w szczytowym okresie jego rozwoju. Wtedy nastały warunki, które umożliwiły wyłączenie z obiegu materii trupów zwierząt, które tam trafiły i uniknęły rozkładu.

Fauna pelagialu

Ryby ganoidowe. — Paradoksalnie, stosunkowo najmniej informacji o warunkach ekologicznych i strukturze biocenozy odnosi się do tej części historii jurajskiego jeziora Karatau, która obejmuje większość zapisu w profilu geologicznym Aulie. Jedyne dobrze poznane organizmy toni wodnej jeziora to ganoidowe ryby z dwu gatunków; *Pteroniscus turkestanensis i Morrolepis aniscowitchi.* Różnią się one od siebie przede wszystkim masywnością okryw ciała – przedstawiciele pierwszego ga-

Najpospolitsze drzewo iglaste w jurajskich lasach Karatau Pagiophyllum mamillatum *z rodziny Cheirolepidiaceae cechującej się pierwotna budową łusek okrywowych w żeńskich szyszkach i pierwotnym pyłkiem z niepodzieloną komorą powietrzną*

tunku mają romboidalne łuski ganoidowe (podobne do tych występujących dziś u reliktowej niszczuki *Lepisosteus* czy wielopłetwca *Polypterus*), drugiego zaś delikatne okrągłe łuseczki podobne do łusek cykloidalnych dzisiejszych ryb. *Morrolepis* osiągała mniejsze rozmiary, długość jej ciała nie przekraczała kilkunastu cm, podczas gdy *Pteroniscus* mógł osiągać prawie 30 cm długości. Większość zachowanych w Karatau szczątków ryb należy do osobników młodocianych, o czym świadczą rozmiary (najmniejsze okazy mają tylko 4 cm długości) oraz niewielka liczba segmentów w promieniach płetwowych (lepidotrichiach), których liczba rośnie z wiekiem zwierzęcia. Cechy anatomii obu gatunków, takie jak budowa czaszki, czy asymetryczny (epicerkalny) ogon są konserwatywne ewolucyjnie i przetrwały mało zmienione od triasu, a nawet końca paleozoiku, kiedy ryby ganoidowe przechodziły intensywną ewolucję.

Nie wiemy czym odżywiały się te małe drapieżne ryby. Zapis kopalny bezkręgowców ze stanowiska Aulie jest nadzwyczaj bogaty, jednak zaskakuje składem gatunkowym. Jest zdominowany przez owady żyjące na lądzie. Pluskwiaki z rodzaju *Karataviella* są jedynymi licznie występującymi tam stawonogami związanymi przez całe swoje życie z wodą. Niezwykle rzadko znajdują się szczątki wodnych drapieżnych chrząszczy z rodziny Coptoclavidae. Można domniemywać, że w zasięgu drapieżnych ryb ganoidowych znajdować się mogły owady i larwy oddychające powietrzem atmosferycznym. Przypuszczalne zatrucie przydennych wód jurajskiego jeziora wyklucza natomiast możliwość zamieszkiwania ich przez larwy owadów oddychających skrzelotchawkami.

Szyszka rosliny nagozalążkowej

Pożywieniem dla ryb mogły być larwy udokumentowanych skamieniałościami, choć rzadkich, muchówek długoczułkowych (pokrewnych komarnicom Tipulomorpha i komarom Culicomorpha), których larwy rozwijają się w wodzie. Liczniejsze są grzybiarki – muchówki z rodziny Mycetophilidae, których larwy mogły żyć w wilgotnej strefie przybrzeżnej jeziora, gdzie znajdowały pożywienie w postaci rozkładających się szczątków roślinnych. Powierzchnia wody zapewne roiła się od utopionych owadów, ale żaden ze znanych z Karatau gatunków ryb nie był przystosowany do pobierania takiego pokarmu. Uzbrojone w zęby szczęki były ustawione poziomo w dole głowy a wysmukła sylwetka sugeruje typowo pelagiczny tryb życia i polowanie na niezidentyfikowane ofiary pływające w toni wodnej.

Teleostei. — Dawne rosyjskie ekspedycje znajdowały w Aulie szczątki ryb *Pholidophorus netchkini* oraz *Galkinia nuda* uważanych za bezpośrednich przodków dzisiejszych Teleostei lub też ich bliskich krewnych.

Liść sagowca
Paracycas harrisi

Chondrostei. — Ze stanowiska Aulie pochodzą również szczątki jurajskiej ryby pokrewnej jesiotrom, *Sphaerosteus sharovi*. Niestety, przedstawiciele Teleostei i Chondrostei występują bardzo rzadko i wciąż brak nam okazów które dostarczyły by więcej informacji o tych zwierzętach u progu ich ewolucyjnej kariery.

Płycizny, szuwary i potoki

Nieuniknione jest stwierdzenie, wsparte danymi zarówno o zwierzętach jak roślinach, które mogły być związane ze środowiskiem szuwarów, że wokół jeziora Karatau niewiele było nadbrzeżnej roślinności i nie jest pewne, czy wpływały doń rzeki czy potoki. Pewną przesłanką na to wskazującą są znaleziska wodnych żółwi, salamander i niewielkich krokodyli. Dostępne dane nie pozwalają jednak na stwierdzenie, czy ich skamieniałości pochodzą ze środkowej części profilu (musiałyby wtedy żyć w brzeżnej części rozległego jeziora) czy z części górnej (mogły by być wtedy zwierzętami związanymi z okresowymi płytkimi zbiornikami). Nieliczne są również znaleziska owadów związanych ze środowiskami szuwarów czy przybrzeżnych wód. Pojedyncze skrzydła ważek i jętek są jedynymi szczątkami owadów z wodnymi larwami, poza wspomnianymi już pluskwiakami Corixidae i rzadkimi chrząszczami Coptoclavidae.

Rośliny zielne. — Niewiele spośród roślin znanych z formacji Karabastau reprezentuje środowiska wilgotne. Po części ich rzadkość może wynikać z mniejszej szansy na zachowanie się w stanie kopalnym delikatnych pędów takich roślin, niż sztywnych pędów suchorośli. Są jednak dowody na to, że brzeg jeziora Karatau lub wpływających doń strumieni porastały skrzypy i paprocie.

Wśród szczątków pędów skrzypów są takie, których krótkie ostro zakończone liście wskazują na stopień redukcji podobny do skrzypów dzisiejszych, który po raz pierwszy zaznaczył się u późnotriasowego *Equisetites*. To zapewne przystosowanie do bytowania w stosunkowo suchym środowisku, choć zły stan zachowania szczątków dowodzi, że ich cienka epiderma nie była dobrą ochroną przed wysychaniem. Inne mają długie liście, niczym triasowy *Neocalamites*, reprezentując pierwotne stadium ewolucji ulistnienia skrzypów. Można zgadywać, że te skrzypy rosły w środowiskach najbardziej wilgotnych.

Paprocie Karatau należą do drobnozarodniowych – zawansowanych ewolucyjnie, których zarodnie o ściankach z jednej warstwy komórek wysypują zarodniki pękając wzdłuż pierścienia zgrubiałych komórek. U najpierwotniejszych z nich (z rodziny Schizeaceae, np. u jurajskiego rodzaju *Klukia*, nazwanego tak na cześć prekursora polskiej botaniki, Krzysztofa Kluka), pierścień zgrubiałych komórek jest przy wierzchołku sporangiów, które rozmienszczone są pojedynczo wzdłuż listeczków, po bokach nerwu. Ich linia ewolucyjna zapoczął-

kowana została w późnym triasie przez *Cynepteris*. We florze Karatau do tego stadium ewolucji należy paproć-liana *Stachypteris turkestanica*, której przodkiem jest zapewne *S. spicans* z wczesnej jury. Jej listki zarodniowe z pojedynczymi zarodniami tworzą swoiste kłoski na wierzchołkach liści. Zygzakowate końce liści płonnych zdradzają, że było to pnącze.

Bardziej zaawansowana ewolucyjnie paproć Karatau należy do rodzaju *Coniopteris*, który miał już zarodnie zebrane w kupki (*sori*) z ukośnym pierścieniem zgrubiałych komórek (Cyatheaceae *s.l.* lub Dicksoniaceae). *C. hymenophylloides* była szeroko rozprzestrzeniona w świecie poczynając od środkowej jury.

Lasy wokół jeziora

Obłamane liście i pędy drzew napławiane były w dużych ilościach do jeziora Karatau i ich uwęglone szczątki należą do najpospolitszych skamieniałości w stanowisku Aulie. Dają one pewne wyobrażenie o składzie flory w środowiskach otaczających brzegi jeziora. Są też ważnym źródłem wiedzy o późnojurajskim stadium ewolucji wielu ważnych do dziś grup roślin lądowych.

Miłorzęby. — Rośliny zwykle ewoluują wolniej od zwierząt; wydzielane przez paleobotaników gatunki czy rodzaje trwają bardzo długo w czasie geologicznym. Do takich mało zmienionych przez wiele milionów lat grup należą miłorzęby. Niektóre liście jurajskich miłorzębów z Karatau wyglądają prawie jak liście współczesnego nam *Ginko biloba*, reliktowego i endemicznego drzewa z południowo-wschodnich Chin. Dzięki znaleziskom z jury Chin wiemy jednak, że ich „owoce" nie były wtedy pojedyncze, lecz zgrupowane po kilka na jednej szypułce.

Charakterystyczną cechą jurajsko-kredowych czekanowskii (nazwane na cześć zesłańca syberyjskiego Jana Czekanowskiego), reprezentowanych w Karatau przez *Czekanowskia ketovae*, są dwuklapkowe kapsuły nasienne rozmieszczone spiralnie wzdłuż osi kwiatowej. Nie wiadomo, jak wyglądały kwiaty roślin z głęboko podzielonymi liśćmi *Baiera*. Występowanie tych roślin w jurajskiej florze Karatau wskazuje na łagodny klimat.

Iglaste. — W stanowisku Aulie rozpoznano niemal pięćdziesiąt gatunków roślin naczyniowych. Są to głównie drzewa iglaste z wymarłej rodziny Cheirolepidiaceae. Dowodem, że iglaste Karatau reprezentują tak pierwotne stadium ewolucji jest dominowanie wśród ziaren pyłku rodzaju z workiem powietrznym otaczającym koliście i od dołu cała komórkę (nazywany przez palinologów *Classopollis*). Jest to zgodne z licznym występowaniem odłamanych gałązek z krótkimi listkami o grubej epidermie, które są wskaźnikiem silnego nasłonecznienia oraz nagrzewania się obszarów wokół jeziora. Sądząc z morfologii listków i powierzchni komórek epidermy, reprezentują co najmniej dwa jurajskie gatunki: *Brachyphyllum brikae* o krótkich, jednorodnych listkach i *Pagiophyllum papillatum* o dłuższych listkach zróżnicowanej długości.

Sagowce. — Iglastym towarzyszyły sagowce wraz z pokrewnymi im bennetytami – najbardziej różnorodne spośród drzew Karatau. Sagowce to *Paracycas harrisi* z pierzastymi liśćmi, których listki mają równoległe żyłko-

Liść bennetyta Anomozamites o *pierwotnym unerwieniu i podziale na listki*

Liść bennetyta Ptilophyllum caucasicum

Liść dużego bennetyta typu Zamiophyllum

Nasiona z przydatkami ułatwiającymi rozsiewanie, prawdopodobnie bennetytów

wanie na całej długości, co znaczy że powstawały z rozszczepiania płaskiej blaszki liściowej.

Bennetyty są bardzo różnorodne w Karatau. Ich pierzaste liście miewają równoległe unerwienie listków lub są zwężone u nasady na kształt liści palmowych. Do ich klasyfikacji paleobotanicy używają nazw wprowadzonych niegdyś dla znalezisk z przełomu triasu i jury (z wyjątkiem jurajskiego *Ptilophyllum*), choć stowarzyszone kwiaty pozwalają zapewne na bardziej precyzyjne określenie pokrewieństw.

Również grube liście sagowców i bennetytów z Karatau wskazują na suchy klimat w rejonie jurajskiego jeziora.

Miejsce jeziora Karatau w historii jurajskiego środowiska

Skład flory wykazuje, że klimat wnętrza lądu w rejonie Karatau był w późnej jurze suchy, przypominający warunki obecnie panujące w tym rejonie Azji. Lasy te często płonęły, bo w odsłonięciu Aulie częste są okruchy węgla drzewnego (fuzynitu). W przeciwieństwie do pędów roślinnych nie ulegają kompakcji pozwalając na ocenę pierwotnej grubości (miąższości) warstewek (lamin) pelagicznego osadu jeziornego.

Roślinność, jaką dokumentują stanowiska paleontologiczne w górach Wielkiego Karatau, charakteryzowała w późnej jurze rozległy region indoeuropejski sięgający od Hiszpanii po Chiny. W późnej jurze panował w nim klimat suchy, a dzięki stanowisku Aulie oraz innym jurajskim stanowiskom kopalnej flory Karatau wiemy, że poprzedził go okres ciepłego i wilgotnego klimatu obejmujący wczesną i środkową jurę. Wtedy uformowały się złoża węgla, który jest eksploatowany na wielką skalę w Azji. Jurajskie rośliny i węgle znane są także z terenu Polski. Najsławniejsze z nich to odkryta jeszcze w XIX wieku środkowojurajska flora z „glinek grójeckich" koło Krakowa i wczesnojurajskie flory Gór Świętokrzyskich (np. ze stanowiska Sołtyków, nazywanego też „Odrowąż"). W morskich skałach późnej jury znajduje się liście sagowców.

Wody słodkie wypełniły obszar Wielkiego Karatau w czasie, kiedy poziom wód oceanu światowego osiągnął maximum w epokach keloweju i oksfordu na przełomie środkowej i późnej jury.

Zapewne w lasach i otwartych środowiskach porośniętych drzewami iglastymi, miłorzębami, sagowcami i bennetytami żyło większość owadów Karatau. Wśród owadów tych częste i różnorodne są gatunki roślinożerne (np. ryjkowce) czy odżywiające się grzybami (muchówki Mycetophilidae), co dowodzi dobrze rozwiniętego środowiska glebowego.

Pokrewieństwa ewolucyjne jurajskich czworonogów z Karatau

Owadami w lasach wokół jurajskiego jeziora Karatau odżywiały się rozmaite drobne czworonogi, które z kolei były zapewne źródłem pokarmu dla większych zwierząt. Są wśród nich zwierzęta ziemnowodne (salamandry, żółwie i krokodyle), naziemne (jaszczurki) i latające (pterozaury i być może przodkowie ptaków). Zastanawiające jest, że kręgowce latające są w Aulie reprezentowane przez osobniki dorosłe, zaś gatunki wodne i naziemne tylko przez okazy młodociane. Można domniemywać, że latające gady zapędzały się nad wody jeziora i tonęły w nim. Zwierzęta wodne w młodocianych stadiach rozwoju zwykle bytują na płyciznach przy brzegu jeziora (np. w bezpiecznych szuwarach) i z tego środowiska pochodzą ich skamieniałe szczątki. Z kolei formy lądowe przenoszone były przez wody w porze deszczowej. Ich śmiertelność była z natury większa w stadiach młodocianych.

Bardzo nieliczne znaleziska szczątków lądowych kręgowców nie pozwalają na pełne odtworzenie stosunków ekologicznych w jurajskim ekosystemie Karatau. Niemal każde ze znalezisk miało jednak przełomowe znaczenie dla zrozumienia historii ewolucyjnej poszczególnych gromad czworonogów w okresie jurajskim. Jest tak ze względu na perfekcyjny stan zachowania tych skamieniałości, dostarczających informacji nie tylko o budowie szkieletu, ale i o miękkich tkankach tylko wyjątkowo zachowujących się w stanie kopalnym.

Salamandry. — Nie wiadomo nic na temat trybu życia salamandry *Karaurus sharovi* z jeziora Karatau; najstarszej na świecie zachowanej w całości. Być może była ona zwierzęciem wodnym w przybrzeżnych mokradłach polującym na mięczaki, skorupiaki i owady. Miała 20 cm długości i budową ciała przypominała dzisiejsze salamandry. Ze względu na słabo skostniałą czaszkę uważa się, że jedyny znany okaz mógł być osobnikiem młodocianym. Nie jest to jednak najstarsza znana salamandra.

Wcześniejsze są izolowane szczątki *Marmorerpeton freemani i M. kermacki z* Wielkiej Brytanii datowane na późny baton. Na podstawie materiałów ze środkowej jury Kirgizji

Liść bennetyta typu Zamiophyllum *stowarzyszony z gałązkami roślin iglastych*

Nasiona lub liście nieznanej rośliny przypominające klonowe noski

Nierozpoznana tajemnicza roślina (mech?)

zrekonstruowana została niedawno czaszka salamandry *Kokartus honorarius*. Salamandra ta należy do tej samej gałęzi ewolucyjnej co *Karaurus*, która charakteryzuje się wyraźnym urzeźbieniem kości przedszczękowej i dużą liczbą zębów na niej. Zęby mają pojedyncze wierzchołki, co jest zapewne cechą zaawansowaną (podwójne wierzchołki uważa się za cechę wiążącą płazy ogoniaste i bezogonowe). Pod względem tych cech rodzaj *Marmorerpeton* znacznie różni się od obu pozostałych jurajskich salamander i dlatego jest uważany za przedstawiciela osobnej linii ewolucyjnej. Z tego samego stanowiska co *Marmorerpeton* pochodzą także kręgi należące do jeszcze prymitywniejszych salamander, ale podobne do *Kokartus*, co wskazuje iż grupa karauridów była już dość zróżnicowana w środkowej jurze. Być może jest wyjściowa dla wszystkich znanych salamander. W jej obrębie ważną ewolucyjną zmianą w anatomii na przełomie środkowej i późnej jury było zarośnięcie otworu między kośćmi przedszczękowymi oraz skrócenie wyrostka przedniego kości skrzydłowej.

Coraz więcej wiemy też o początkach dzisiejszych płazów. Niedawno w wczesnym permie Teksasu znaleziony został płaz *Gerobatrachus hottoni*, który może być bliski wspólnemu przodkowi salamander i płazów bezogonowych. Świadczą o tym specyficzny guz na pierwszym kręgu szyjnym (atlasie) i dwie zrośnięte kości stępu. Rozdzielenie głównych dzisiejszych grup płazów nastąpiło więc po wczesnym permie. Powstały one z płazów tarczogłowych z rodziny Dissorophidae.

Żółwie. — Zapewne częściowo wodne były żółwie *Yaxartemys longicauda*. Uważa się, że wszystkie znane osobniki są młodociane i ich pokrewieństwa są niepewne. Zastanawiający jest wyjątkowo długi jak na żółwie ogon. Taki stan charakteryzuje najstarszego znanego żółwia *Odontochelys* z karniku Chin. Być może jest to ujawnianie się cechy pierwotnej we wczesnych stadiach rozwojowych („rekapitulacja filogenezy w ontogenezie"). Należy jednak pamiętać, że i dziś żyją długoogoniaste żółwie. Kolejną dziwną cechą jest skostniały plastron przy nieskostniałym karapaksie, znowu jak u triasowego *Odontochelys*. Najwidoczniej jednoczesne kostnienie całego pancerza, typowe dla dzisiejszych żółwi, powstało znacznie później. Ciągle jednak nie wiadomo jak powstał pancerz żółwi i dlaczego u form prymitywnych najpierw kostniał plastron. Niektórzy badacze sugerują, że u pierwszych wodnych żółwi był on tarczą chroniącą przed drapieżnikami atakującymi od dołu. Wydaje się jednak, że pierwotnie gruby plastron pełnił funkcję obciążnika u zwierząt nurkujących i jednocześnie oddychających powietrzem atmosferycznym. Plastron mógł być bardzo użytecznym, płaskim obciążnikiem w rzecznym środowisku. Być może później, gdy

Młodociany osobnik krokodyla Karatausuchus sharovi *ze stanowiska Aulie (zbiory Instytutu Paleontologicznego RAN w Moskwie)*

Młodociane osobniki i rekonstrukcja żółwia Yaxartemys longicauda *ze stanowiska Aulie (zbiory Instytutu Paleontologicznego RAN w Moskwie)*

okazało się, że ma także funkcje ochronne, geny odpowiedzialne za proces zlania się żeber brzusznych, będących podstawą plastronu, wykorzystane zostały do analogicznego procesu na grzbiecie i z żeber powstał karapaks.

Krokodyle. — Prawdopodobnie lądowym zwierzęciem był krokodyl *Karatausuchus sharovi* znany z prawie kompletnego szkieletu znalezionego w odsłonięciu Aulie. Miał zaledwie około 16 cm długości, w tym długi ogon. W czaszce doliczono się aż 98 małych bocznie spłaszczonych zębów. Duże oczodoły, stosunkowo duże rozmiary czaszki w porównaniu do reszty ciała oraz krótki pysk wskazują, że był to młodociany osobnik. Karatauzuch miał trzony kręgów o płaskich powierzchniach stawowych oraz zredukowane płytki skórne (osteodermy).

Zachowały się także jego części miękkie, odciski skóry, prawdopodobne wnętrzności i mięśnie w części brzusznej oraz włókna kolagenowe w ogonie. Prawdopodobnie był to przedstawiciel Paralligatoridae, czyli form wyjściowych do nowoczesnych krokodyli.

Jaszczurki. — Jedyną jaszczurką znaną z jeziora Karatau jest *Sharovisaurus karatauensis* osiągająca około 14 cm długości. Niektórzy badacze uważają ją

Rekonstrukcja najpełniejszego znanego szkieletu mezozoicznej salamandry Karaurus sharovi *ze stanowiska Aulie*

Okaz i rekonstrukcja pterozaura Sordes pilosus *ze stanowiska Aulie (zbiory Instytutu Paleontologicznego RAN w Moskwie)*

za krewniaka scynków z wymarłej w kredzie rodziny Paramacellodidae cechujących się ciałem pokrytym prostokątnymi łuskami, pojedynczą kością przedszczękową z dziewięcioma zębami, otwartym górnym oknem skroniowym oraz masywnymi i krótkimi kończynami.

Pterozaury. — Ponad drobnymi gadami w powietrzu fruwały pterozaury, które są wyjątkowo dobrze zachowane w jurajskich skałach Karatau. Na ich błonach lotnych i ciałach zachowały się uwęglone podłużne struktury uważane bądź za włókna kolagenowe, bądź za włoski pokrywające błonę lotną. Struktury te były wielokrotnie dyskutowane w literaturze paleontologicznej i wielu badaczy uważa, że są dowodem na obecność utrzymującej ciepło ciała pokrywy termicznej, typowej dla zwierząt stałocieplnych (jak sierść ssaków czy upierzenie ptaków).

Spośród nich najlepiej poznany jest *Sordes pilosus z* rodziny prymitywnych pterozaurów Rhamphorhynchidae mających odziedziczony po przodkach długi ogon zakończony statecznikiem. Historia tej linii ewolucyjnej sięga swym zapisem aż do końca triasu. W stanowisku Aulie znaleziono aż 8 okazów tego gatunku. *Sordes* miał stosunkowo krótkie skrzydła o rozpiętości około 60 cm, których anatomia jest zachowana wyjątkowo dobrze w porównaniu do znalezisk innych małych pterozaurów z osadów jurajskich i kredowych w Europie i Ameryce Południowej.

Sordes miał bardzo wydłużone szczęki z siedmioma zębami po każdej stronie, co dawniej uważano za dowód, iż polował na ryby. Wydaje się jednak, że pterozaury miały zbyt delikatne czaszki by je zanurzać w wodzie podczas lotu. Małych rozmiarów pterozaury prawdopodobnie żywiły się raczej owadami i wodnymi skorupiakami.

Nad jeziorem Karatau latały również pterozaury z gatunku *Batrachognathus volans* o rozpiętości skrzydeł około 75 cm. W odróżnieniu do *Sordes* miały krótką, ażurową czaszkę, być może o dużej ruchliwości kości. Liczne kołkowate zęby sugerują owadożerność. Były bardzo podobne do *Anurognathus ammoni z* końca jury Solnhofen w Bawarii, różniąc się do niego liczbą zębów, ich zakrzywionymi końcówkami oraz krótszymi skrzydłami. Wspólna dla nich jest krótka czaszka i krótki ogon bez statecznika, co dowodzi bardzo sprawnego, zwinnego lotu.

Rekonstrukcja pterozaura Batrachognathus volans *ze stanowiska Aulie*

W stanowisku Aulie znaleziono dwa prawie kompletne szkielety *Batrachognathus*.

Praptak. — O jego obecności w przestworach nad jeziorem Karatau świadczą dwa prapióra. Pierwsze przypominające pióro konturowe zostało opisane przez rosyjskiego ornitologa Aleksandra Rautiana w 1978 roku jako *Praeornis sharovi*. Drugie o bardziej puchowym wyglądzie zostało znalezione w 2006 roku przez polsko-kazachską wyprawę. Oba okazy przypominają dzisiejsze pióra, choć mają tak odmienną od nich budowę, że trudno nawet pokusić się o szacowanie rozmiarów zwierzęcia w nie wyposażonego; nie wiadomo nawet jak te prapióra były ułożone na ciele. Aby powiedzieć na jego temat coś więcej konieczne jest znalezienie szkieletu, co może się uda w czasie następnej wyprawy w Góry Karatau.

Literatura

Abdulin, A.A., Azerbaev, N.A., Erzalcev, G.H., Kasymov, M.A., Nikitin, I.F., Cirelson, B.C. & Schimbulatov, M.A. (eds). 1986. *Geologia i metallogenia Karatau*. Izdatelstvo Nauka, Alma-ata.

Doludenko, M.P. & Orlovskaya, E.R. 1976. Jurskaya flora Karatau. *Trudy Geologicheskogo Instituta* 284, 1–271.

Doludenko, M.P., Sakulina, G.V. & Ponomarenko, A.G. 1990. *Geologičeskoje strojenie rajona unikalnogo mestonachoždenia pozdnejurskoj fauny i flory Aulie (Karatau, južnyj Kazachstan)*. 38 pp. Rotaprint Geologičeskogo Instituta AN SSSR, Moskva.

Dzik, J., Sulej, T. & Niedźwiedzki, G. 2010. Possible link connecting reptilian scales with avian feathers from the early Late Jurassic of Kazakstan. *Historical Biology* 22, 394–402.

Filippova, M.F. 1948. Petrografičeskaja charakteristika i usłovia obrazovania jurskich porod chrebra Karatau. *Trudy Paleontologičeskogo Instituta AN SSSR* 15, 102–109.

Galicky, V.V., Hecker, R.F., Kostenko, N.N. & Sakulina, G.V. 1968. Karatauskoje jurskoje ozero. *Putevoditel ekskursji piatoj paleoekologo-litologicheskoj sesji na jurskie otłoženia chrebta Karatau v Južnom Kazachstanie 14–19 sentabria 1968 g.* 38 pp. Alma-ata.

Hecker, R.F. 1948. Karatauskoje mestonachoždenie fauny i flory jurskogo vozrasta. *Trudy Paleontologičeskogo Instituta AN SSSR* 15, 7–85.

Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. 2002. *History of Insects*. 544 pp. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.

Rautian, A.S. 1978. Unikalnoye pero pticy iz otloženii jurskogo ozera v chrebte Karatau. *Palaeontologičeskij Žurnal* 1978 (4), 106–114.

Rohdendorf, B.B. (ed.) 1968. *Jurskiye nasekomyie Karatau.* 252 pp. Publishing House „Nauka", Moscow.

Sharov, A.G. 1971. Novyie letajuščije reptilii iz mezozoja Kazachstana i Kirgizji. *Trudy Paleontologičeskogo Instituta AN SSSR* 130, 104–113.

Unwin, D.M. & Bakhurina, N.N. 1994. *Sordes pilosus* and the nature of the pterosaur flight apparatus. *Nature* 371, 62–64.

Vršanský, P. 2007. Jumping cockroaches (Blattaria, Skokidae fam. n.) from the Late Jurassic of Karatau in Kazakhstan. *Biologia* 62, 588–592.

Świat owadów jury Karatau

Dagmara Żyła & Piotr Węgierek

Świat żywy ery mezozoicznej widzi się zwykle przez pryzmat wiedzy o ogromnych i przedziwnych zwierzętach kręgowych, które władały ówczesnymi ekosystemami. W ich cieniu skrywają się nieporównanie bardziej różnorodne i gatunkowo liczebniejsze owady. W środowisku stabilnym przez dziesiątki milionów lat podlegały wówczas jednostajnym, ale gruntownym przemianom, których rezultatem było uformowanie planów budowy w obrębie głównych gałęzi ich drzewa rodowego. Półmetek tych przemian przypada na okres jurajski a jednym z głównych źródeł wiedzy o owadach z tego okresu jest „jurajskie jezioro Karatau". W skamieniałych osadach tego jeziora w południowym Kazachstanie przetrwały niezliczone skamieniałości ogromnej liczby gatunków ówczesnych owadów. W muzeach są dziesiątki tysięcy okazów wydobytych z odsłonięć w kotlinie Kaszarata, gdzie najlepiej odsłaniają się jeziorne „warwowe" wapienie formacji Karabastau. W trakcie polskiej ekspedycji do jurajskiego jeziora Karatau w 2006 roku z udziałem paleoentomologa z Uniwersytetu Śląskiego, współautora tego artykułu (PW), zebrano około tysiąca okazów nadzwyczaj dobrze zachowanych skamieniałości owadów, które wzbogaciły polskie zbiory muzealne.

Wnioskowanie o składzie pradawnych faun owadów na podstawie szczątków kopalnych wymaga określenia stopnia i kierunku deformacji, jakiej podlega informacja biologiczna w trakcie powstawania skamieniałości. Nierozsądne byłoby przecież założenie, że skład zespołu skamieniałości ściśle odzwierciedla skład biocenozy żyjącej w miejscu, gdzie powstały skamieniałości. Nie było tak w przypadku fauny owadów, o których informacja przetrwała w bałtyckim bursztynie, nie było też w jeziorze Karatau. W dwu tych klasycznych przypadkach kierunki deformacji były zresztą zupełnie odmienne.

W artykule tym przedstawimy w zarysie skład zespołu skamieniałych owadów z odsłonięcia Aulie w kotlinie Kaszarata, spróbujemy określić drogi powstania tego zapisu kopalnego i na tej podstawie odtworzyć rzeczywisty skład fauny owadów w rejonie jurajskiego jeziora Karatau. Przedstawimy też miejsce ówczesnych owadów na drzewie rodowym całej gromady w kontekście formowania się poszczególnych nowoczesnych grup.

Elcaniidae to mezozoiczni przodkowie dzisiejszych pasikoników i świerszczy, prawdopodobnie o podobnej do nich biologii – roślinożerne formy chroniące się przed drapieżnikami maskującym ubarwieniem i umiejętnością wykonywania nagłych skoków. Plamki na przednich skrzydłach jurajskich form mogły służyć do odstraszania (na podstawie Rohdendorf & Rasnitsyn 1980)

Geologia jurajskiego jeziora Karatau

Odsłonięcia formacji Karabastau w Wielkim Karatau na południu Kazachstanu są jednym z najważniejszym w świecie stanowisk jurajskich owadów. Dotychczasowe badania, prowadzone przede wszystkim przez pracowników Instytutu Paleontologicznego RAN w Moskwie, doprowadziły do zgromadzenia bardzo licznej kolekcji, liczącej około dwudziestu tysięcy okazów. Różnorodność owadów kopalnych w Karatau jest duża, ze zdecydowaną przewagą chrząszczy, muchówek, pluskwiaków i karaczanów. Pozostałe rzędy są reprezentowane przez znacząco mniejszą liczbę osobników.

Skład entomofauny jurajskiej z Karatau ma związek z lokalną sytuacją geologiczną w tym okresie. Jezioro powstało w śródgórskiej kotlinie i stosunkowo szybko zostało zapełnione osadem. Tym sposobem powstał obszerny zbiornik z niedużymi różnicami w głębokości. Brzegi jeziora były płaskie i zajęte przez płycizny. Erozja w otoczeniu była minimalna i do zbiornika nie były dostarczane istotne ilości osadu. Tylko w rzadkich epizodach sztormowych lub trzęsień ziemi trafiały doń spływy wapiennych oto-

czaków z otaczających jezioro skalistych wzgórz. Woda w jeziorze była twarda, być może o pewnym zasoleniu i latem wytrącał się z niej dolomit tworzący cieniutkie, milimetrowe przewarstwienia. W porze wilgotnej w osadzie duży udział miały resztki organiczne, czego wyrazem jest ciemne zabarwienie zawierających piryt przewarstwień rozdzielających białe warstewki dolomitu. Z szacunkowych wyliczeń rocznych warstewek w profilu skalnym wynika, że trwało przez nie więcej niż sto tysięcy lat.

W trakcie sedymentacji osadu wypełniającego jezioro Karatau zmieniały się istotnie warunki środowiskowe. Również zespoły owadów z poszczególnych warstw są od siebie istotnie odmienne. Wynika to zarówno ze zmian warunków środowiskowych w całym zbiorniku, jak i z oddalania się linii brzegowej od stanowiska Aulie w miarę pogłębiania zbiornika i przybliżania przy spłyceniu.

Najbogatsze zbiory z 2006 roku pochodzą z dolnej części profilu Aulie, która odpowiada maximum pogłębienia zbiornika. Z obfitości pelagicznych ryb w faunie „jurajskiego jeziora Karatau" z tej epoki jego rozwoju wynika, że w jeziorze możliwe było życie (o ile ryby nie zostały napławione z rzek). Doskonały stan zachowania ich skamieniałości, przy braku jakichkolwiek ścierwojadów, dowodzi jednak, że przydenne wody były zatrute (zapewne siarkowodorem). W osadach jeziora nie było wtedy larw ani dorosłych owadów. Tym samym fauna owadów nie jest autochtoniczna, reprezentuje raczej ekosystemy znajdujące się w bliższej lub dalszej okolicy jeziora.

Odmienna jest sytuacja w górnej części profilu, gdzie nie ma ciemnych bogatych w piryt przewarstwień, są natomiast wapienne struktury sugerujące rozwój mat sinicowych. W niektórych przewarstwieniach masowo występują konchostraki, dowodząc warunków typowych dla okresowych zbiorników słodkowodnych. W innych przewarstwieniach są nagromadzenia słodkowodnych owadów. Pozostałości pluskwiaka *Karataviella brachyptera* (Corixidae), występują w ogromnych ilościach i pokrywają prawie całe powierzchnie ławic skalnych. Biomasa glonów w jeziorze była zapewne wykorzystywana tylko przez ten jeden gatunek. Podobnie obficie spotykane są pozostałości wodnych chrząszczy z chwytną pierwszą parą odnóży larw i imago (Coptoclavidae).

Kalligramma *to ogromny jurajski siatkoskrzydly pokrewny mrówkolwu z barwnymi okami na skrzydłach sugerującymi umiejętność odstraszania ówczesnych gadów (na podstawie Rohdendorf & Rasnitsyn 1980)*

Zespół skamieniałych owadów z odsłonięcia Aulie

Ponad połowa przebadanych okazów z kolekcji pozyskanej w 2006 roku należy do chrząszczy, kolejne do muchówek, pluskwiaków oraz karaczanów. Udział pozostałych rzędów nie przekracza kilku procent w ogólnym składzie.

Doskonałe zachowanie szczątków owadów w różnych poziomach profilu Aulie dowodzi, że po opadnięciu na dno były one zabezpieczone przed ścierwojadami i rozkładem bakteryjnym. Kluczowym czynnikiem mógł być siarkowodór, którego stosunkowo wysokiego stężenia dowodzi występowanie pirytu w osadzie (często utlenionego do gipsu).

Ryjkowce Curculionoidea mają gryzący aparat gębowy na końcu ryjkowato wydłużonej przedniej części głowy opatrzonej kolankowato zagiętymi, buławkowatymi czułkami. Taka konstrukcja głowy umożliwia im drążenie głębokich kanałów w tkankach roślinnych, w które składają jaja. Ich larwy przystosowane są do żerowania na określonych gatunkach roślin. Ogromna liczba gatunków w obrębie tych chrząszczy o dość jednorodnej anatomii wynika być może z ich powiązania już w jurze z przodkami roślin kwiatowych i późniejszej z nimi koewolucji

Wśród owadów Aulie są gatunki o skrajnie odmiennych upodobaniach środowiskowych. Zapewne zostały one dostarczone do jeziora przez wiatr, wody deszczowe w porze wilgotnej, lub z przybrzeżnych płycizn przez prądy w jeziorze.

Chrząszcze. — Spośród chrząszczy w zbiorach z Karatau najrzadsze są przedstawiciele archaicznych grup dominujących w permie i triasie (Archostemata), choć reprezentowane są wszystkie ich jurajskie grupy. Stosunkowo dużo jest przodków dzisiejszych reliktowych ich form (Cupedomorpha). W jurze były one liczne w ciepłych rejonach, odżywiając się drewnem (ksylofagi). Również chrząszcze drapieżne (Adephaga) występują w niewielkiej liczbie, co obrazuje ówczesne proporcje między podrzędami. Dominują formy lądowe, które stanowią około 3/4 znalezisk. Wśród wodnych Adephaga najbardziej zróżnicowane i najliczniejsze były wspomniane już wymarłe Coptoclavidae. Były odległymi krewniakami pływakowatych (Dytiscidae), choć morfologicznie najbardziej przypominają dzisiejsze krętakowate (Gyrinidae). Cechą charakterystyczną obu tych grup są oczy podzielone na dwie części – służącą do patrzenia pod wodą oraz na powierzchni. Co ciekawe, niektóre Coptoclavidae miały takie oczy nie mając odnóży przystosowanych do pływania. Inne wodne drapieżne chrząszcze są rzadkie, reprezentowane przez pojedyncze krętakowate.

Słabo zachowany wodny chrząszcz z rodziny Coptoclavidae

W materiale pochodzącym z Karatau wyraźnie widoczny jest dominujący udział chrząszczy Polyphaga. Zdecydowanie najwięcej jest krewniaków dzisiejszych sprężyków (Elateridae), których do tej pory opisano ponad sto gatunków. Dziwi to, że największe wodne chrząszcze czyli kałużnicowate (Hydrophilidae) są bardzo rzadkie, gdyż wydawałoby się, że czas i miejsce były im zdecydowanie sprzyjające. Dzisiejsi ich przedstawiciele żywią się zarówno szczątkami różnych organizmów, jak i aktywnie polują. Stonkowate (Chrysomelidae), dziś wyróżniające się jaskrawymi barwami, często z metalicznym połyskiem, również są rzadkie, reprezentowane przez specyficzne, mezozoiczne formy. Nie występują kózkowate (Cerambicidae). Bardzo liczne i zróżnicowane (opisano około 30 gatunków) są ryjkowcowate (Curculionoidea). Znaczące jest to, że nie występowali tam przedstawiciele tzw. ryjkowców właściwych, które dzisiaj stanowią większość tej nadrodziny.

Muchówki. — Muchówki zajmują drugie miejsce pod względem liczebności w materiałach z Karatau. Opisano około stu gatunków z 32 rodzin, jednak ich różnorodność w kolekcji jest prawie czterokrotnie wyższa niż znana z literatury. Wodne formy pokrewne komarnicy (Tipulomorpha) i komarom (Culicomorpha) są stosunkowo rzadkie. Spośród Culicomorpha udało się odnaleźć przedstawicieli np. ochotkowatych (Chironomidae) czy meszkowatych (Simuliidae), znanych również z dzisiejszych ekosystemów. Larwy ochotkowatych dziś często stanowią ponad połowę wszystkich zwierząt żyjących w zbiorniku wodnym. Większość gatunków odżywia się glonami i martwymi szczątkami organizmów, podczas gdy formy dorosłe z reguły nie odżywiają się. Larwy ochotek stanowią bardzo ważną część wodnego łańcucha pokarmowego. Można by przypuszczać, że stanowiły one bazę pokarmową również dla części drapieżnych ryb zamieszkujących jezioro Karatau, ale nie było ich w zatrutych osadach odsłonięć w dolinie Kaszarata. Meszki również pełnią ważną rolę w ekosystemie jako filtratorzy, którzy przywracają detrytus do łańcucha pokarmowego. Dorosłe owady zasiedlają tereny o dużym nasyceniu wilgocią, w pobliżu zbiorników wodnych (a więc i jeziora Karatu). Są owadami drobnymi, często występującymi masowo.

W Karatau najbardziej zróżnicowaną grupą muchówek bez wątpienia były grzybiarkowate (Bibionomorpha; 16 rodzin). Obfitość tej grupy, związanej ze środowiskami wilgotnymi wyraźnie kontrastuje z suchoroślową (kseromorficzną) roślinnością otwartych przestrzeni Karatau i z całym szeregiem owadów charakterystycznych dla tego typu przestrzeni. Ta sprzeczność może

Coptoclavidae to jurajsko-wczesnokredowi krewniacy pływaków, których drapieżne larwy miały długie chwytne przednie odnóża kroczne (na podstawie Rohdendorf & Rasnitsyn 1980)

być wyjaśniona nagromadzeniem gnijących resztek roślinnych na brzegu i w przybrzeżnej części zbiornika.

Podrząd muchówek krótkoczułkich reprezentowany jest w Karatau głównie przez gatunki drapieżne. Jedną z rodzin znaną z tego stanowiska a także występującą w dzisiejszych ekosystemach są niewielkich rozmiarów wujkowate (Empididae). Do ich najciekawszych cech należą skomplikowane loty godowe, podczas których samiec wręcza samicy swoisty „prezent" w postaci np. małego owada. Odnotowano również tutaj muchówki, które mają długi ryjek do pobierania nektaru (Nemestrinidae). Owady te występują dziś powszechnie na całym świecie a najdawniejsze z nich żyły w Karatau.

Pluskwiaki. — W Karatau opisano zarówno przedstawicieli pluskwiaków różnoskrzydłych, jak i liczne formy pluskwiaków nazywanych równoskrzydłymi. Pluskwiaki różnoskrzydłe (Heteroptera) reprezentowane są przez różne grupy lądowe, wodno-lądowe i wodne, zarówno przez formy drapieżne jak i roślinożerne. 3/4 wszystkich znalezionych pluskwiaków różnoskrzydłych stanowią wodne wioślakowate (Corixidae). Dziś obfitość Corixidae jest charakterystyczna dla słonawych wód rejonów suchych, jednak aż takiej całkowitej dominacji nie spotyka się nigdzie. Najliczniejszy w okazy jest gatunek *Karataviella brachyptera*. U dzisiejszych wioślakowatych odnóża przednie służą do poszukiwania pożywienia na dnie, natomiast do pływania wykorzystywane są odnóża III pary, pokryte gęsto włoskami. Ciekawostką jest to, że, mimo obfitości okazów, odnóża *Karataviella* się nie zachowały. Analogii wśród nowoczesnych wodnych pluskwiaków nie mają i inne wyspecjalizowane jurajskie formy (Scaphocoridae). Najstarszym przedstawicielem linii wiodącej do nartnikowatych (Gerridae) jest wodno-lądowa *Karanabis*.

Spośród lądowych pluskwiaków różnoskrzydłych w Karatau odkryto np. wtykowate (Coreidae), które są uznawane za największych przedstawicieli podrzędu, czy też tasznikowate (Miridae) – najliczniejszą dziś rodzinę Heteroptera.

Oprócz pluskwiaków różnoskrzydłych w Karatau występują również zróżnicowane i liczebne piewiki (Fulgoromorpha i Cicadomorpha). Większość z nich należy do linii wymarłych, co jest typowe dla tego etapu ewolucji tej grupy. Jak dziś, były to owady roślinożerne. Często miały barwny wzór na skrzydłach a niektóre niezmiernie długą ssawkę, służącą im do wysysania soków roślinnych.

Karanabis *jest jurajskim przodkiem dzisiejszych nartnikow Gerridae*

Inne owady. — Inne rzędy owadów, jak to już było wspomniane, reprezentowane są przez znacząco mniejszą liczbę okazów,

Fulgorididae to jurajscy przodkowie dzisiejszych roślinożernych pluskwiaków – skoczków. Zapewne tak jak dzisiejsze wkłuwały się w pędy roślinne żywiąc się sokiem, odwłok ich larw wydzielały ochronny wosk a dorosłe potrafiły nagłym podskokiem unikać prześladowców

Karataviella *jest jurajskim pluskwiakiem z rodziny wioślaków Corixidae, której gatunki masowo zasiedlają okresowe zbiorniki żywiąc się głównie roślinami, wstrzykując kłujką ślinę która rozpuszcza tkanki; w przeciwieństwie do drapieżnych Corixidae pływają pod wodą ciemnym grzbietem do góry, przechowując pęcherzyki powietrza pod skrzydłami, i mają cztery tylne odnóża wiosłowate, a krótkie przednie służą im do wyszukiwania pokarmu*

Jurajska błonkówka z podrodziny Mesoserphinae; krewna dzisiejszych Proctotrupidae, których larwy pasożytują na innych owadach

Jurajski przodek dzisiejszych leniowatych Bibionidae – muchówek długoczułkowych, których larwy i imagines żywią się szczątkami roślinnymi

Rekonstrukcja jurajskiej muchówki długoczułkowej z rodziny Pleciofungivoridae, prawdopodobnie odżywiającej się grzybami (na podstawie Kovalev 1987)

często pojedyncze. W Karatau znaleziono tylko jeden odcisk dorosłej jętki, co jest sytuacją wyjątkową, ponieważ jętki są zwykle dobrze reprezentowany w mezozoicznych osadach. Najwidoczniej nie było miejsc ich wylęgu w pobliżu karatauskiego jeziora, a otaczający teren był płaski (okolice górzyste ułatwiają transport owadów). Ważki są w Karatau liczne i zróżnicowane. Są wśród nich gatunki żagnicowatych (Aeshnidae), które dziś należą do największych ważek. Ważki, jako aktywnie latający drapieżcy, są istotnymi składnikami ekosystemów i wywierają duży wpływ na skład entomofauny. Karaczany (Blattodea) w Karatau również są liczne ale taksonomicznie mało zróżnicowane. Są to formy wyjściowe do karaczanów dzisiejszych, ale z odziedziczonym po paleozoicznych przodkach krótkim zewnętrznym pokładełkiem, które zanikło w trakcie ich późniejszej ewolucji. Prostoskrzydłe (Orthoptera) są reprezentowane przede wszystkim przez wszystkożerne pasikonikowate (Hagloidea) i świerszcze (Gryllidae).

Bardzo dobrze poznaną grupą owadów z Karatau są błonkówki (Hymenoptera). Mimo, że stanowią tylko 2% znalezisk, opisano 213 ich gatunków z 16 rodzin. Spośród podrzędu rośliniarek (Symphyta) odnaleziono tutaj m.in. przedstawicieli jednej z najpierwotniejszych rodzin błonkówek – Xyelidae. Owady z tej grupy występują również w dzisiejszych ekosystemach, głównie żerując na roślinach nagonasiennych. Są grupą obecnie nieliczną, jednak w przeszłości były bogato reprezentowane. Stosunkowo często spotykane w Karatau są błonkówki charakteryzujące się specyficznym przewężeniem (stylikiem) między tułowiem a odwłokiem (Apocrita).

Wciornastki (Thysanoptera) stanowią niewielką część znalezisk i reprezentowane są przez grupy nieistniejące w dzisiejszych czasach. Niektóre mają cechy wspólne dla obu dzisiejszych podrzędów. Jak dziś, w jurze wciornastki były głównie owadami roślinożernymi, wysysającymi soki roślinne.

Niezwykle liczne i zróżnicowane w kopalnej faunie Karatau są owady siatkoskrzydłe (Neuroptera). Wiele z nich charakteryzuje się dużymi skrzydłami i zróżnicowanym ubarwieniem. Zebrano też wiele okazów reliktowych dziś wielbłądek (Raphidioptera); wszystkie z jednego rodzaju z kilkoma gatunkami. Wojsiłki (Mecoptera) są liczne, lecz mało zróżnicowane. W większości są to duże formy zbliżone do dzisiejszej *Panorpa*; dorosłe to drapieżniki, larwy rozwijają się w gnijącej roślinnej masie.

Mimo niezwykłej obfitości znalezisk owadów w Karatau, wiele rzędów wciąż nie ma w tej faunie stwierdzonych przedstawicieli.

Miejsce owadów z Karatau na drzewie rodowym

Ogromny materiał kopalny z osadów jurajskiego jeziora Karatau zgromadzony przez badaczy rosyjskich umożliwia całkiem precy-

zyjne określenie ówczesnego stanu ewolucyjnego zaawansowania większości linii ewolucyjnych oraz ukazuje, jakie były stosunki pomiędzy różnymi grupami owadów.

Liczba okazów, czy nawet gatunków, owadów w danym stanowisku kopalnym zależy przede wszystkim od lokalnych warunków środowiska życia a jeszcze bardziej od natury sedymentacji i tafonomii. Nie jest to zatem wystarczająco wiarygodna miara ich różnorodności w przedziale czasu, z którego pochodzi stanowisko, nawet w kategoriach regionalnych. Jeśliby zatem chcieć oszacować rzeczywiste zróżnicowanie w obrębie poszczególnych ich gałęzi ewolucyjnych, najlepsze do tego przybliżenie da różnorodność planów budowy odzwierciedlająca odmienność przystosowań ekologicznych i pokarmowych. Faunę owadów z Karatau charakteryzuje różnorodność przystosowań do pobierania pokarmu roślinnego. Część tych owadów wykorzystywała rośliny w zbiorniku wodnym. Były wśród nich formy żerujące na martwych, gnijących szczątkach na brzegu jeziora a także wysysające soki z roślin czy odżywiające się organami służącymi roślinom do rozmnażania. Również wśród drapieżników można zaobserwować znaczne zróżnicowanie, chociażby związane ze strategią polowania.

W jurze wyodrębniło się kilka nowych rzędów owadów (np. wielbłądki Raphidioptera), a wśród nich motyle (Lepidoptera). Te ostatnie wyewoluowały z chruścików, zamieniając włoski na skrzydłach na łuski. W jurze i wczesnej kredzie udział przedstawicieli poszczególnych rzędów znacznie się różnił od stanu dzisiejszego. Najliczniej były reprezentowane wojsiłki, siatkoskrzydłe, prostoskrzydłe i karaczany. Ich wysoka różnorodność sugeruje, że były także bardziej zróżnicowane biologicznie niż obecnie. Natomiast przedstawiciele obecnie dominujących rzędów, np. muchówek, błonkówek czy motyli nie byli tak liczni jak dziś i zdecydowanie mniej zróżnicowani.

Chrząszcze. — Najliczniejszemu dziś rzędowi owadów dał prawdopodobnie początek późnokarboński przedstawiciel wymarłego rzędu Palaeomanteida (Miomoptera). Od nich równiez wywodza sie tak wazne grupy, jak blonkówki, chrusciki czy tez cala galaz owadów siatkoskrzydlych.

Pierwsze chrząszcze pojawiły się już we wczesnym permie a od triasu postępował systematyczny wzrost ich różnorodności. Początkowo znaczącą rolę odgrywał najbardziej prymitywny podrząd, cechujący się m.in. tym, że na pokrywach widać jeszcze wyraźne pozostałości użyłkowania (Archostemata). Już we wczesnej jurze Archostemata utraciły swoją dominującą pozycję, a zwiększyły różnorodność chrząszcze drapieżne (Adephaga). W środkowej jurze zdecydowaną przewagę zyskał najliczniejszy dziś podrząd chrząszczy wielożernych (Polyphaga). Wczesnokredowa fauna chrząszczy była ciągle podobna do jurajskiej, natomiast w późnej kredzie skład tej grupy nie odbiegał znacząco od kenozoicznego. Późna kreda charakteryzuje się dramatycznym spadkiem różnorodności Archostemata, znacznym zubożeniem w obrębie Adephaga i wzrostem różnorodności Polyphaga. Taki stan ma miejsce również w kenozoiku. Dziś chrząszcze są bez wątpienia najbardziej różnorodnym rzędem owadów i liczą blisko 300 tys. gatunków.

Muchówka krótkoczułkowa z rodziny Nemestrinidae; dziś szeroko rozprzestrzenione w ciepłych krajach, larwy pasożytują na owadach a imagines żywią się zwykle nektarem wysysanym długim ryjkiem

Bardzo pierwotny chrząszcz z żyjącego i dziś reliktowego rodzaju Omma *(rodzina Cupedidae)*

Siatkoskrzydły owad z żyjącej do dziś rodziny Psychopsidae (pokrewnej mrówkolwom) (na podstawie A.G. Ponomarenko in Rasnitsyn & Quicke 2002)

Muchówki. — Muchówki wyewoluowały z powstałych w permie wojsiłek (Mecoptera) drogą redukcji tylnej pary skrzydeł. Pierwsze skamieniałości muchówek pochodzą ze środkowego triasu i początkowo rząd ten mało różnorodny. Jednak już we wczesnej jurze muchówki stały się liczne i zróżnicowane, pełniąc ważną rolę w ówczesnych ekosystemach. Skład fauny muchówek w jurze był swoisty i wiele w niej wymarłych grup. Zaznacza się przewaga muchówek stosunkowo słabo latających i posługujących się głównie węchem długoczułkich (Nematocera), co jest typowe dla tego etapu ewolucji muchówek. W kredzie uformowało się wiele grup istniejących do dziś. W obrębie muchówek krótkoczułkich (Brachycera), bardzo sprawnie latających i posługujących się głównie wzrokiem do orientacji w przestrzeni, znaczący wzrost różnorodności odnotowuje się dopiero w późnej kredzie bądź kenozoiku. Obecny skład fauny muchówek ustalił się na granicy paleogenu i neogenu, kiedy miało miejsce wielkie ich różnicowanie. Muchówki pod względem liczby gatunków są na czwartym miejscu wśród rzędów dzisiejszych owadów.

Maleńki owad z rodziny Thripidae (Thysanoptera) – przy takich rozmiarach lepkość powietrza dogłębnie wpływa na właściwości aerodynamiczne skrzydeł, które zredukowane są do wąskich pasemek obrzeżonych długimi włoskami

Pluskwiaki. — Przodkowie pluskwiaków mieli gryzące narządy gębowe, przez niektórych z nich wykorzystywane do wyjadania pyłku (Hypoperlida). Z tej samej gałęzi rozwojowej powstały również wciornastki (Thysanoptera) czy też gryzki (Psocoptera), które prowadzą podobny tryb życia. Pluskwiaki z kłującym aparatem gębowym wykorzystywanym do wysysania soków roślinnych pojawiły się we wczesnym permie. W tym okresie pojawiły się główne gałęzie rozwojowe pluskwiaków równoskrzydłych (Homoptera). W triasie w obrębie Cicadomorpha nastapilo znaczące zróżnicowanie i pojawili się pierwsi przedstawiciele pluskwiaków różnoskrzydłych (Heteroptera). Jura była okresem charakteryzującym się pojawianiem się wielu nowych grup, często charakterystycznych tylko dla fauny mezozoicznej. W materiale z Karatau sa przedstawiciele kilku charakterystycznych dla jury rodzin, które dały początek pluskwiakom dzisiejszej fauny. Licznie występują przedstawiciele wodnych pluskwiaków (Nepomorpha), co jest charakterystyczne dla tego okresu. Obecnie rząd pluskwiaków nieznacznie ustępuje pod względem liczby gatunków muchówkom.

Rola owadów w ekosystemach mezozoicznych

Suchy i ciepły trias stał się jednym z kluczowych etapów w ewolucji owadów. W tym czasie, prawie jednocześnie, w oddalonych od siebie rejonach geograficznych, pojawiły się liczne nowe ich grupy, m.in. błonkówki i muchówki. W kolejnych okresach biosfera pozostawała stosunkowo stabilna przez wiele milionów lat. Sprzyjało to wzrostowi różnorodności, której znaczne postępy można już zauważyć w jurze. Proces ekologicznego różnicowania postępował aż do końca wczesnej kredy i odbywał się wraz z formowaniem się nowych i ważnych nisz.

Owady roślinożerne. — W mezozoiku owady były najprawdopodobniej głównymi lądowymi roślinożercami wśród małych zwierząt. Już wtedy cechowało je znaczne zróżnicowanie nisz pokarmowych i różnorodność morfologiczna. Najstarsze do dziś żyjące rośliny okrytozalążkowe, którym owady pomagają w zapylaniu mają ewolucyjne korzenie w późnej kredzie. Ale przypuszczalnie owadopylność miała miejsce już u mezozoicznych nagonasiennych wielkolistnych – bennetytów i gnetowych. Pyłkożerność jest jednym z najprostszych sposobów wykorzystywania organów rozmnażania roślin i ich produktów. Dużo mniej jest informacji o owadach zamieszkujących i odżywiających się żęńskimi organami reprodukcyjnymi roślin. Liczne mezozoiczne owady mają budowę aparatu gębowego, która sugeruje odżywianie się płynnym pokarmem. Uważa się, że służyły one do spijania nektaru i spadzi. Można spekulować, że pierwotnym źródłem pokarmu dla tych owadów była spadź wydzielana przez pluskwiaki równoskrzydłe. Pojawienie się tego zjawiska mogło stymulować produkcję nektaru przez rośliny, początkowo jako mechanizm przywabiania drapieżnych owadów zwalczających roślinożerców, później powstała grupa wyspecjalizowanych owadów odżywiających się miodem (melitofagów).

W Karatau szczególnie intensywnie były wykorzystywane rośliny szpilkowe należące do Hirmeriellaceae. W przewodzie pokarmowym prostoskrzydłych z rodzaju *Aboilus* znaleziony został pyłek roślin z tej rodziny (klasyfikowany jako *Classopollis*). Są też jurajskie owady, w których przewodach pokarmowych są fragmenty liści (*Brachyphyllum*). Dla Karatau jest charakterystyczny najwyższy z mezozoicznych stanowisk procent chrząszczy ryjkowcowatych (Curculionoidea), które były najprawdopodobniej związane z rozrodczymi organami roślin nagozalążkowych, przede wszystkim bennetytów. Z muchówek najbardziej zróżnicowane są grzybiarkowate (Bibionomorpha). Obecnie jest to grupa związana ze środowiskami wilgotnymi, które trudno by było odnaleźć w Karatau. Sprzeczność tę można tłumaczyć obecnością nagromadzeń gnijących resztek roślinnych na brzegu i w przybrzeżnej części zbiorników. Do fauny tej należą też unikatowe wojsiłki o cechami motyli i cykad. Miały one długi ryjek przystosowany do pobierania nektaru z głębokich kwiatopodobnych struktur. Przypuszcza się, że również charakterystyczne z powodu okopodobnych plam na skrzydłach, siatkoskrzydłe z rodziny Kalligrammatidae miały umiejętność odżywiania się płynnym pokarmem roślinnym.

Skrzydło karaczana Rhaphidioblatta fusca *– żył zapewne w środowisku glebowym w otoczeniu jeziora*

Drapieżcy. — Drapieżne owady były bogato reprezentowane w mezozoiku we wszystkich typach lądowych środowisk przez przedstawicieli dużych grup owadów prowadzących i dziś ten tryb życia. W niektórych przypad-

Nierozpoznany karaczan – zapewne wpadł do jeziora z lotu

Skrzydło łątki Turanophlebia martynovi – *musiało być w pobliżu środowisko umożliwiające rozwój jej wodnych larw*

kach (np. ważki, siatkoskrzydłe) drapieżnictwo odziedziczone zostało po paleozoicznych przodkach. W innych liniach wyewoluowało z innego trybu życia (np. z roślinożerców u pluskwiaków i błonkoskrzydłych). Istniało również kilka drapieżnych linii w rzędach, które obecnie nie obejmują drapieżników. Takim przykładem jest rodzina karaczanów Raphidiomimidae, reprezentowana przez liczne gatunki w Karatau. Mają one nietypowe dla dzisiejszych karaczanów cechy, takie jak chwytna pierwsza para odnóży (chociaż mogły być również użyte do chodzenia) oraz wolna, głowa ze skierowanymi do przodu żuwaczkami. Zwraca też uwagę duże zróżnicowanie siatkoskrzydłych i wielbłądek wśród mezozoicznych drapieżników. Dzisiejsi przedstawiciele obu rzędów są wyłącznie drapieżnikami, przynajmniej w stadium larwalnym. Aparat gębowy larw jest zmodyfikowany i wyspecjalizowany.

Struktura biocenoz i specjalizacja drapieżników wzrastała czasie mezozoiku i osiągnęła wysoki poziom we wczesnej kredzie. Niemniej, presja drapieżnych owadów w mezozoicznych lądowych ekosystemach była naj-

prawdopodobniej mniejsza niż dziś, bo nie było mrówek, jednej z najważniejszych grup dzisiejszych drapieżników. Najstarsze prymitywne mrówki pojawiły się dopiero pod koniec późnej kredy.

Innym typem odżywiania się drapieżców, który pojawił się po raz pierwszy w mezozoiku jest krwiopijność (przebijanie okryw ciała i wysysanie płynów ofiary, która jest znacznie większa od krwiopijcy). Krwiopijność na bezkręgowych ofiarach dziś jest powszechna wśród roztoczy, ale wyjątkowa u owadów (np. niektóre Ceratopogonidae). Wydaje się, że podobnie było w przeszłości.

Podsumowanie

Owady Karatau były częścią złożonych ekosystemów otaczających jurajskie jezioro. Najprawdopodobniej stanowiły ważne źródło pożywienia dla różnych mezozoicznych bezkręgowców i kręgowców. Jednak proces koewolucji owadów i owadożerców w mezozoiku jest słabo poznany. W szczególności pojawienie się latających gadów w triasie i ekspansja ptaków w wczesnej kredzie musiały mieć dogłebny wpływ na ewolucję tej grupy. Ochronne kształty i barwy szeroko rozprzestrzenionych mezozoicznych owadów (np. wśród patyczaków i prostoskrzydłych) sugerują, że orientacja wzrokowa wśród drapieżnych kręgowców była już wówczas rozpowszechniona. Niektóre owady (np. Kalligrammatidae) miały duże okokształtne plamy na skrzydłach. U dzisiejszych owadów są one interpretowane najczęściej jako adaptacja która służy dezorientacji drapieżników. Być może jurajska *Kalligramma* z Karatau chroniła się w ten sposób przed pterozaurami, również znanymi z tego stanowiska. Wśród bezkręgowców zagrożenie dla owadów mogły stanowić pająki tworzące sieci, których szczątki także znaleziono w Karatau.

Można stwierdzić, że karatauska entomofauna jest dość typowa dla kopalnych osadów jeziornych, przy czym jest ona bardziej podobna do osadów morskich niż innych jezior. O podobieństwie najwidoczniej zdecydowała otwarta przestrzeń wokół jeziora i mineralizacja wody, która ograniczyła rozwój owadów wodnych. Zespół kopalny składa się przez to z owadów związanych z powierzchnia tafli wodnej (pleuston), zasiedlających tereny przybrzeżne i dobrze latających, które żyły daleko od brzegów jeziora.

Karaczan Artitocoblatta *z jurajsko-wczesnokredowej rodziny Mesoblattinidae (na podstawie Rasnitsyn & Quicke 2002)*

Literatura

Doludenko, M.P., Sakulina, G.V. & Ponomarenko, A.G. 1990. *Geologičeskoye strojenie rajona unikalnogo mestonachoždenia pozdnejurskoj fauny i flory Aule (Karatau, južnyj Kazachstan)*. 38 pp. Rotaprint Geologičeskogo Instituta AN SSSR, Moskva.

Grimaldi, D. & Engel, M.S. 2005. *Evolution of the Insects*. 784 pp. Cambridge University Press.

Ponomarenko, A.G. 2003. Ecological evolution of beetles (Insecta: Coleoptera). *Acta Zoologia Cracoviensia* 46 (Supplement – Fossil Insects), 319–328.

Ponomarenko, A.G., Sukacheva, I.D. & Bashkuev, A.S. 2005. Osobiennosti fauny verchniejurskogo miestonachoždienia Karatau (Kazachstan). *Piervoje Vserossijskoje Sovieščanie "Jurskaja Sistema Rossii: problemy stratigrafii i paleogeografii"*, 195–197. Geologičeskij Institut RAN, Moskwa.

Rasnitsyn, A.P. & Quicke, D.L.J. 2002. *History of Insects*. 544 pp. Kluwer.

Rohdendorf, B.B. (ed.) 1968. *Jurskiye nasekomyie Karatau*. 252 pp. Publishing House „Nauka", Moscow.

Shumakov, A.S. 2008. The Jurassic thrips *Liassothrips crassipes* (Martynov, 1927) and its taxonomic position in the order Thysanoptera (Insecta). *Paleontological Journal* 42, 47–52.

Paleoniski jeziora Karatau – żywe skamieniałości czasów jurajskich

Roksana Socha

Zinaida Gorizdro-Kulczycka (1884–1949), docent Uniwersytetu Petersburskiego, twórczyni i profesor katedry paleontologii Pierwszego Środkowo-Azjatyckiego Uniwersytetu w Taszkiencie, w 1925 roku z mężem inż. Antonim Kulczyckim wyjechała do Warszawy, gdzie opracowywała dewońskie ryby Gór Świętokrzyskich (przed wojną na Uniwersytecie Warszawskim i w Państwowym Instytucie Geologicznym, po wojnie w Muzeum Ziemi)

Znakomita większość dzisiejszych kręgowców zamieszkuje środowiska wodne. Na pierwszy rzut oka nie wydaje się to wcale zaskakujące, jeśli weźmiemy pod uwagę że ponad połowa dzisiejszych kręgowców to ryby, a większość naszej planety zajmują oceany. Rzeczywiście zamieszkuje w nich aż 60% znanych gatunków ryb. Oceany gromadzą 97% całej wody na naszej planecie, co oznacza, że na pozostałe 40% gatunków ryb przypada około 1% wód słodkich (należy bowiem odjąć jeszcze np. wodę uwięzioną w lodowcach).

Za tę niezwykłą dysproporcję odpowiada najliczniejsza dziś grupa ryb – cienkołuskie (Teleostei), która przeważa liczbą gatunków morskich nad innymi rybami, natomiast zupełnie zdominowała środowiska słodkowodne. Jedynie wyjątkowo możemy spotkać w wodach słodkich ryby chrzęstnoszkieletowe (Chondrichthyes). Z ich długiej historii udokumentowanej w zapisie kopalnym wiemy, że jeszcze w erze mezozoicznej zamieszkiwały one środowiska słodkowodne. Dzisiejsze ryby chrzęstnoszkieletowe występują licznie jedynie w morzach. Ryby dwudyszne (Dipnoi) do dziś zamieszkują wody słodkie lądów południowej półkuli, i znamy już tylko 3 rodzaje przynależne do tej grupy, jednak wiemy że były one szerzej rozpowszechnione w dawnych epokach. W mezozoiku stanowiły dość pospolity składnik fauny kręgowcowej każdego słodkowodnego zbiornika, a oprócz tego miały także swoich morskich przedstawicieli. Nie spotkamy także już dziś w wodach słodkich celakantów (Actinistia), choć znajdujemy je jeszcze w mezozoicznych osadach słodko- i słonowodnych. Jedyny żyjący gatunek reprezentujący tę grupę, *Latimeria chalumnae*, wybrał dawno temu typowo morską niszę i zamieszkuje wybrzeża Oceanów Indyjskiego i Spokojnego. Gatunek ten jest chyba najsłynniejszą żywą skamieniałością wśród ryb. Jej wymarli krewni to łącznie około 80 gatunków celakantów znanych z paleozoiku oraz z mezozoiku. Jej odkrycie, w pierwszej połowie ubiegłego wieku, było ogromnym zaskoczeniem ponieważ ostatnie ze znanych kopalnych celakantów pochodzą z kredy. Nie zachował się żaden ślad ich bytności w wodach słodkich i słonych trzeciorzędu i czwartorzędu. Dopiero żywa *Latmieria* obaliła pogląd o wymarciu tej grupy około 75 mln lat temu, tj. na długo przed końcem kredy. Jej konserwatywna anatomia pozwala bez wahania rozpoznać podobieństwo do jej kopalnych krewnych mimo upływu czasu.

Reliktowe ryby wód słodkich

Porównywalną konserwatywnością anatomii cechują się również pewne słodkowodne ryby promieniopłetwe (Actinopterygii). Ta grupa reprezentowana jest dziś głównie przez ryby cienkołuskie, oraz ich nielicznych odległych krewnych, którym poświęcimy tu więcej uwagi. Do ryb promieniopłetwych zaliczamy także wszystkich ich wymarłych krewnych i przodków, począwszy od ryb ganoidowych. To właśnie do nich swoją anatomią nawiązują słodkowodni krewni Teleostei – amia, niszczuki, jesiotry i wielopłetwce. Wszystkie te ryby ewoluują tak długo jak i ryby cienkołuskie, jednak każda z nich zachowała w swojej anatomii pewne nie zmienione od wieków cechy swoich odległych mezozoicznych przodków. Szczególnie konserwatywne okazują się być okrywające ich ciało łuski, a także

szczegóły budowy czaszki i szkieletu osiowego. Znany z podręczników schemat ukazujący homologiczną budowę łuski ryby chrzęstnoszkieletowej oraz zęba człowieka pozwala uzmysłowić sobie, że w istocie zęby musieliśmy odziedziczyć po naszych pradawnych rybich przodkach – są ewolucyjnie zmienionymi łuskami. Podczas gdy w linii prowadzącej do czworonogów konserwatywny plan budowy łuski pozwolił na jej diametralną zmianę funkcji, u pozostałych ryb funkcjonalnie trwał niezmieniony, a właściwie trwa do dziś. Łuski ganoidowe o romboidalnym kształcie, okryte emalią (szkliwem), tradycyjnie nazywanym ganoiną stanowią wspólną cechę wszystkich ryb promieniopłetwych, i to właśnie z nich wywodzą się delikatne cykoidalne i ktenoidalne łuski Teleostei. W niezmienionej postaci przetrwały u afrykańskich wielopłetwców (rodzaje *Polypterus i Erpetoichthys*) oraz u amerykańskich niszczuk (*Lepisosteus i Atractosteus*). Mają je także, generalnie bezłuskie, jesiotry, u których drobne łuski mogą występować na wsparciu ogona. Typowych ganoidowych łusek brak u amii. Jej okrągłe i cienkie łuski, tak jak łuski Teleostei utraciły emalię.

Pierwotną cechą budowy kręgosłupa Actinopterygii jest asymetria ogona, z mięsistym wsparciem płetwy ogonowej zawierającym strunę grzbietową. W pierwotnej postaci ta niesymetryczność w budowie płetwy ogonowej przetrwała tylko u jesiotrów (Acipenseriformes) natomiast asymetryczność płetw niszczuk (Lepisosteidae) i amii (Amiidae), uwidacznia się tylko w budowie szkieletu, bo rąbek płetwy zatracił wcięcie i ma zarys symetryczny. Daje się u nich zauważyć jedynie drobne mięsiste wsparcie po grzbietowej stronie ogona.

Pierwotność czaszki dzisiejszych ganoidów wyraża się przede wszystkim w masywności i ścisłym zestawieniu kości skórnych. Jedynie u jesiotrów podległy one daleko posuniętej redukcji podobnie jak u ryb cienkołuskich. Wszystkie Acipenseriformes wykazują bowiem rzadkie wśród ryb ganoidowych przystosowanie do odżywiania się drobnymi organizmami bentosowymi i planktonem, natomiast niszczuki, amie i wielopłetwce zachowały do dziś po swych drapieżnych przodkach zdolność dźwigania puszki mózgowej podczas rozwierania szczęk.

Wszystkie te ryby mają zdolność do oddychania powietrzem atmosferycznym. Płuca są pierwotną cechą ryb kostnoszkieletowych

Rozmieszczenie dzisiejszych ryb ganoidowych; wielopłetwców i niszczuk, bliskich im Chondrostei oraz amii (na podstawie Berra 2001)

(Osteichthyes) grupujących ryby promieniopłetwe razem z pokrewnymi im dwudysznymi oraz trzonopłetwymi, a także z rybimi przodkami czworonogów. Wyjątkiem są tu znów jesiotry związane z przydennymi, głębokimi wodami oraz wszystkie ryby cienkołuskie, których przodek utracił możliwość oddychania powietrzem połykanym znad powierzchni wody. Zdolność ta pojawiła się powtórnie w kilku liniach Teleostei, jednak żadne z nich nie mają już płuc homologicznych naszym narządom oddechowym.

Oddychanie tlenem atmosferycznym jest niewątpliwą zdobyczą ewolucyjną zwierząt żyjących w środowisku słodkowodnym. Wszystkie dzisiejsze ganoidy zamieszkują właśnie te podatne na zmiany temperatury i wahania stężeń zbiorniki, gdzie wymiana gazowa za pomocą skrzeli bywa okresowo utrudniona. Wyjątkiem wśród tych prymitywnych ryb są znów jesiotry, które poza okresem rozrodczym, podejmują wędrówki do wód słonych. Z zapisu kopalnego wiemy jednak, że przodkowie amii i niszczuk zamieszkiwali morza.

Dzisiejsze ganoidy niewiele różnią się od swych mezozoicznych przodków, wykazują ponadto wiele cech podobnych innym grupom ryb, dowodząc ich wspólnego pochodze-

Cheirolepis trailli *ze sławnego jeziornego stanowiska kopalnego Sandwick Fish Bed na Orkadach (późny eifel), najstarsza ryba promieniopłetwa znana z kompletnych okazów zachowanych w środowisku wielkiego dewońskiego jeziora Orkadów, prawdopodobnie analogicznym do jurajskiego jeziora Karatau (na podstawie Pearson & Westoll 1979)*

Pteroniscus turkestanensis, *rekonstrukcja (zmienione na podstawie Socha 2009)*

Pteroniscus turkestanensis, *typowy spłaszczony z boków okaz znaleziony w ciemnych łupkach stanowiska Aulie odpowiadających maximum rozwoju zbiornika jeziornego*

nia. Większość z nich znana jest równie dobrze, jeśli nie lepiej, ze skamieniałości – dziś będąc żywymi skamieniałościami, o zredukowanej liczbie gatunków (amia), czy ograniczonym do refugiów występowaniu (niszczuki, wielopłetwce). Tej definicji żywej skamieniałości uciekają jedynie po raz kolejny jesiotry, które dziś są znacznie bardziej zróżnicowane niż w przeszłości i, mimo że nieporównywalnie mniej liczne niż dominujące Teleostei, przeżywają właśnie swój rozkwit. Jedynie konserwatywna anatomia pozwala na nadawanie im statusu żywych skamieniałości. Stosunkowo najbliżsi Teleostei wydają się być mezozoiczni przodkowie amii. Nieodlegle z nią spokrewnione są także niszczuki, choć rozwikłanie ich wzajemnych pokrewieństw ewolucyjnych utrudnia relatywnie krótki zapis kopalny tej grupy. Najstarsze niszczuki znane są bowiem dopiero z dolnej kredy. Jeszcze krótszy zapis kopalny mają wielopłetwce, ich najstarsi kopalni przedstawiciele pochodzą z końca kredy. Najdłuższą poznaną historię ewolucyjną mają jesiotry, ich bezdyskusyjni przodkowie pochodzą z wczesnej jury. Paleozoiczni przodkowie wszystkich tych zwierząt pozostają więc ciągle nierozpoznani, albo brakuje nam zapisu kopalnego z początków ich różnicowania się.

Pteroniscus turkestanensis, *okaz spłaszczony częściowo grzbietobrzusznie*

Początki ryb ganoidowych

Właściwe dzisiejszym żywym skamieniałościom cechy – ganoinowa powłoka łusek, sztywna budowa okryw czaszki i asymetria ogonowej części szkieletu osiowego – uformowały się już w początkach ewolucji ryb kostnoszkieletowych. Romboidalne ganoidowe łuski miała najstarsza, znana z niemal pełnego szkieletu ryba kostnoszkieletowa *Guiyu oneiros* z późnego syluru Chin. Jej anatomia zawiera w sobie mieszankę cech wczesnych przedstawicieli wszystkich grup ryb kostnoszkieletowych, a nawet innych bardziej prymitywnych żuchwowców. Generalna budowa czaszki sugeruje, że należy ona do gałęzi ewolucyjnej ryb trzonopłetwych i dwudysznych, jednakże np. kości wieczkowe, zbliżają ją do ryb ganoidowych. Kolce płetwowe obecne przed każdą z płetw

Morrolepis aniscowitchi, *rekonstrukcja (zmienione na podstawie Socha 2009)*

są zaś dziedzictwem po chrzęstnoszkieletowym przodku.

Typowy dla ryb ganoidowych pokrój ciała miała najstarsza znana z dewonu ryba promieniopłetwa *Cheirolepis*. W permie możemy obserwować różnicowanie się ryb ganoidowych, odchodzenie od pierwotnego drapieżnego trybu życia i zajmowanie przez nie różnych nisz pokarmowych. Pod silną presją ewolucyjną znalazły się wtedy możliwości kinematyczne czaszki, w materiale kopalnym obserwujemy jak sukcesywnie zwiększa się ruchomość i dokonują się związane z tym zmiany w architekturze kości skórnych okrywających puszkę mózgową. Z drugiej strony przez cały paleozoik trwają w niewiele zmienionej postaci nektoniczne drapieżniki, takie jak późnopermska *Palaeoniscum*, pospolita w łupku miedzionośnym przedpola Sudetów, która dała nazwę rzędowi klasycznych ryb ganoidowych, czyli Palaeonisci (dziś zwykle określanemu jako Palaeonisciformes).

Rozluźnianie związku między kośćmi czaszki (pozwalające zwiększyć ruchomość szczęk), skracanie asymetrycznego (epicerkalnego) ogona oraz wzmacnianie kręgosłupa (kostnienie kręgów) to tendencje obserwowane w wielu liniach ewolucyjnych ryb ganoidowych począwszy od paleozoiku. Dopiero w mezozoiku ryby o tak zmienionej budowie ciała stają się na prawdę liczne. Te zaś które trwały obok nich z niezmienioną pierwotną anatomią, stanowiły swego rodzaju żywe skamieniałości mezozoicznych czasów. Zastanawiające, że przede wszystkim w środowiskach wód słodkich.

Niewiele zmienione ryby zamieszkujące słodkie wody Azji oraz Australii przetrwały do jury i początków kredy. Dwa takie gatunki „żywych skamieniałości" z czasów jurajskich nawiązujących do paleozoiku znane są ze środkowo lub późnojurajskich osadów jeziornych Karatau w Kazachstanie.

Ryby jurajskiego jeziora Karatau

Pionierka prac nad rybami z Karatau, Zinaida Gorizdro-Kulczycka (1884–1949), rozpoznała dwa rodzaje różniące się budową łusek: cienkołuskie formy należące do rodziny Coccolepididae i formy typowe ganoidów z rodziny Palaeoniscidae. Zdaniem późniejszych rosyjskich badaczy, którzy zgromadzili ogromną, liczącą tysiące osobników kolekcję ryb z jurajskiego jeziora Karatau, każda z tych rodzin reprezentowana jest przez jeden gatunek, choć trwają spory w odniesieniu do pewnych rzadkich form. Prawdopodobną przyczyną niektórych różnic w anatomii jest zróżnicowanie wewnątrzpopulacyjne. Co ciekawe w niektórych odsłonięciach jeden z gatunków dominuje znacznie nad drugim.

Morrolepis aniscowitchi, *okaz z odsłoniętym szkieletem osiowym*

Morrolepis aniscowitchi, *dwa okazy z dobrze widocznymi łuskami linii nabocznej*

Pierwotne paleoniski z Karatau. — Typową rybą ganoidową w faunie jurajskiego jeziora Karatau jest *Pteroniscus turkestanensis* (Gorizdro-Kulczycka, 1926). Należy do ostatnich przedstawicieli rodziny Palaeoniscidae. Ten niewielki drapieżnik miał typową dla najwcześniejszych ryb promieniopłetwych archaiczną budowę czaszki z masywnymi szczęką i żuchwą, tworzącymi duży pysk uzbrojony w liczne drobne zęby. *Pteroniscus*, o długości ciała przekraczającej nieco 20 cm, polowała zapewne na bezkręgowce i być może młode rybki. Charakterystyczne dla paleonisków są także wielkie oczodoły w przedzie litej czaszki chronionej zwartą okrywą kości pochodzenia skórnego. Taka budowa czaszki skórnej, okrywającej chrzęstne endocranium, narządy zmysłów oraz budującej pysk jest przejawem wspólnego ewolucyjnego dziedzictwa wczesnych ryb promieniopłetwych i czworonogów. Pod tym względem jurajskie ryby ganoidowe nie są podobne do dzisiejszych ryb cienkołuskich o bardzo zmienionej anatomii. Wszystkie, również i *Pteroniscus*, odróżniają się jednak od czworonogów zanikiem kości czołowych (*frontalia*) i w konsekwencji uboższym zestawem kości okrywającym dach czaszki. Choć termin *frontale* funkcjonuje w literaturze dotyczącej anatomii ryb promieniopłetwych od wielu lat, warto pamiętać, że w rzeczywistości jest to kość homologiczna naszej kości ciemieniowej (*parietale*). Prawdziwe *frontale* jest tylko u ryb mięśniopłetwych (Sarcopterygii), z których wywodzą się czworonogi, i zapewne było obecne u wspólnego przodka Sarcopterygii i Actinopterygii. Analogicznie, kość ryby promieniopłetwej nazywana zwykle kością ciemieniową jest homologiem kości zaciemieniowej czworonogów (*postparietale*). Dowodów na taką jednorazową zmianę dostarczył materiał kopalny, stąd terminologia zgodna z ewolucyjnymi powiązaniami między dwiema dużymi grupami kręgowców, łatwiej przyjmuje się wśród paleontologów niż innych badaczy biologii ryb. Słodkowodne jurajskie wody Azji były prawdopodobnie refugiami dla pokrewnych *Pteroniscus* reliktów dawniejszych jeszcze epok, jednak wiedza o nich jest szczątkowa. W starej chińsko- i rosyjskojęzycznej literaturze opisano wiele stanowisk z odsłonięciami osadów słodkowodnych, wymaga to jednak powtórnego rozpatrzenia przy użyciu nowoczesnych metod badawczych. Najbliżsi krewniacy *Pteroniscus* pozostają nieznani, poza jej ewidentnym związkiem z triasowymi i starszymi przedstawicielami Palaeoniscidae, z którymi dzieli wiele swoistych (apomorficznych) cech. Możliwe, że azjatyckie jurajskie paleoniski były osobno ewoluującą grupą. Sugeruje to obecność archaicznych przedstawicieli Paleoniscidae w wielu stanowiskach w Azji, a ich brak w innych odsłonięciach osadów jurajskich z tych czasów. Rodzina Palaeoniscidae jest jedną z wcześniej opisanych, ale zarazem jedną ze słabiej poznanych grup paleonisków. Wielu jej przedstawicieli nie doczekało się jeszcze nowoczesnego opisu, możliwe, że jest grupą polifiletyczną, do której badacze w przeszłości przypisywali taksony problematyczne, być może niespokrewnione ze sobą.

Koprolit o spiralnej wewnętrznej budowie znaleziony w górnej części odsłonięcia Aulie

Cienkołuskie paleoniski z Karatau.— *Morrolepis aniscowitchi* (Gorizdro-Kulczycka, 1926) to drugi i mniejszy z paleonisków występujących w Karatau. Większość znalezionych okazów to osobniki młodociane osiągające kilka do nieco ponad 10 cm długości. Największe, kilkunastocentymetrowe, są w Muzeum Paleontologicznym Rosyjskiej Akademii Nauk w Moskwie. Pokrojem ciała oraz budową czaszki, a zatem zapewne także trybem życia, przypominają *Pteroniscus*. Cała rodzina Coccolepididae do której należy *Morrolepis* wyróżnia się jednak obecnością delikatnych okrągłych łusek. Łuski te są homologiczne łuskom Teleostei, ale powstały niezależnymi drogami. Co ciekawe przodkowie dzisiejszych Teleostei współwystępowali czasowo z *Morrolepis* i innymi przedstawicielami rodziny Coccolepididae. Główna różnica między łuskami obu tych grup ryb (prócz prawdopodobnego występowania cienkiej warstwy ganoiny u *Morrolepis*) to sposób przyrostu. U ryb cienkołuskich pierścienie przyrostowe są koncentryczne, podczas gdy u *Morrolepis* linie przyrostowe ułożone są równolegle do krawędzi łuski, a centrum wzrostu znajduje się w tyle łuski. Poza rodziną Coccolepididae i rybami cienkołuskimi, delikatne i okrągławe w kształcie łuski powstały jeszcze u przodków amii, a także kilku innych paleonisków o niezbyt dobrze znanych powiązaniach rodowych. Wszystkie te przypadki ilustrują konwergentny przebieg ewolucji tej cechy.

Jurajski jesiotr w Karatau?

W osadach jurajskiego jeziora Karatau, poza szkieletami ryb, utrwaliły się i przetrwały do naszych czasów również ich odchody (jako koprolity). Widoczna jest ich spiralna wewnętrzna struktura, która świadczy o obecności zastawki spiralnej w jelicie. Zastawka taka jest u ryb chrzęstnoszkieletowych, trzonopłetwych, dwudysznych i wszystkich przedstawionych tutaj prymitywnych ryb promieniopłetwych. Jest zatem dla ryb, a prawdopodobnie również bezszczękowców, czy może nawet strunowców, pierwotna. Miały ją również jurajskie paleoniski.

Koprolity z Karatau są zbyt duże, by łączyć je z omówionymi, licznymi tam paleoniskami. Być może pozostawiła je znana stamtąd rzadka ryba *Sphaerosteus* pokrewna jesiotrom. Niewykluczony jest także ich związek z rybami dwudysznymi, które w jurze wciąż jeszcze stanowiły typowy element słodkowodnej ichtiofauny. Za możliwościami tymi przemawia miejsce znalezisk koprolitów w górnej części profilu geologicznego Aulie, gdzie zaznacza się już spłycanie jeziora. Nie znaleziono jednak dotąd szczątków ryb dwudysznych w Karatau.

Przyczyny ewolucyjnego zapóźnienia słodkowodnych ganoidów

Powtarzanie się w odstępie setek milionów lat podobnej sytuacji – przetrwania w faunach słodkowodnych pojedynczych gatunków z dużych gałęzi ewolucyjnych, które gdzie indziej dawno wymarły, wymaga komentarza i zastanowienia. Tym bardziej, że kontrastuje z ogromną różnorodnością nowoczesnych grup ryb w niektórych dzisiejszych zbiornikach słodkowodnych (np. sławna z liczby gatunków rodzina Cichlidae w jeziorze Tanganika czy ryby swoiste dla jeziora Bajkał). Wyjaśnienia tych fenomenów dostarcza „model starego jeziora", do którego inspiracją był zapis kopalny nadzwyczaj szybkiego tempa ewolucji w długotrwałych, istniejących przez miliony lat zbiornikach jeziornych. Prócz wspomnianych dzisiejszych jezior afrykańskich i azjatyckich należały do nich mioceńskie meteorytowe jezioro Steinheim w Bawarii, czy zbiorniki plioceńskie w wschodniej części dzisiejszego Morza Śródziemnego. Zgodnie z tą hipotezą, wysokie tempo ewolucji wymaga stabilnego nacisku selekcyjnego przez wiele setek tysięcy, czy wręcz milionów lat. Środowiska słodkowodne są zwykle efemeryczne i stabilności takiej nie zapewniają. Nie było jej też w jurajskim jeziorze Karatau, które trwało (sądząc z liczby rocznych warstewek osadu) nieco ponad sto tysięcy lat. Słodkowodne ryby ganoidowe Azji i Australii nie miały więc szans na dorównanie morskim krewniakom pod względem tempa ewolucji. W miarę upływu epok geologicznych zmniejszało się jedynie ich zróżnicowanie pod naporem przybywających z mórz bardziej nowoczesnych konkurentów. Było tak w jurze, jest i dziś.

Literatura

Berg, L.S. 1948. O rode *Coccolepis* Agassiz (Pisces, Paleoniscoidei). *Dokłady AN SSSR* 60, 1243–1244.

Berra, T.M. 1997. Some XXth century fish discoveries. *Environmental Biology of Fishes* 50, 1–12.

Berra, T.M. 2007. *Freshwater fish distribution*. 606 pp. University of California Press, Berkeley.

Brainerd, E.L. 1999. New perspectives on the evolution of lung ventilation mechanisms in vertebrates. *Experimental Biology Online* 4 (2), 1–28.

Chang M. & Miao D. 2004. An overview of Mesozoic fishes in Asia. *In*: G. Arratia & A. Tintori (eds) *Mesozoic Fishes 3 – Systematics, Paleoenvironments and Biodiversity*, 535–563. Dr. Friedrich Pfeil, München.

Findeis, E.K. 1997. Osteology and phylogenetic interrelationships of sturgeons (Acipenseridae). *Environmental Biology of Fishes* 48, 73–126.

Forey, P.L. 1998. *History of the coelacanth fishes*. 419 pp. Chapman & Hall, London.

Galicky, V.V., Hecker, R.F., Kostenko, N.N. & Sakulina, G.V. 1968. Karatauskoye jurskoye ozero. *Putevoditel ekskursii piatoj paleoekologo-litologičeskoj sesii na jurskie otłoženia chrebta Karatau v Južnom Kazachstanie 14–19 sentabria 1968 g. Alma-ata*. 38 pp.

Gorizdro-Kulczycka, F. 1926. Ryby slancev Karatau. *Izvestia Sredne-azjatskogo Komiteta* 1, 184–192.

Hecker, R.F. 1948. Karatauskoje mestonachoždenie fauny i flory jurskogo vozrasta. Iskopajemoje jurskoje oziero w chrebte Karatau. *Trudy Paleontologičeskogo Instituta AN SSSR* 15, 7–85.

Lauder, G.V. 1980. Evolution of the feeding mechanism in primitive actinopterygian fishes: a functional anatomical analysis of *Polypterus*, *Lepisosteus*, and *Amia*. *Journal of Morphology* 163, 283–317.

Małkowski, S. 1949. Zinaida Gorizdro-Kulczycka. *Wiadomości Muzeum Ziemi* 4, 412–415.

Pearson, D.M. & Westoll, T.S. 1979. The Devonian actinopterygian *Cheirolepis trailli* Agassiz. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh, Earth Sciences* 70, 337–399.

Schultze, H.-P. 2008. Nomenclature and homologization of cranial bones in actinopterygians. *In*: G. Arratia, H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson, (eds) *Mesozoic Fishes 4 – Homology and Phylogeny*, 23–48. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Zhou, M., Zhao, W., Jia, L., Lu, J., Qiao, T. & Qu, Q. 2009. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature* 458, 469–474.

Jak powstało ptasie pióro?

Tomasz Sulej & Grzegorz Niedźwiedzki

Piękne barwne oka piór pawiego ogona od stuleci zadziwiają ludzi. Jak mogło powstać coś tak niezwykłego? Gdy Karol Darwin ogłosił swoją teorię ewolucji, jej przeciwnicy przywoływali właśnie pióro pawia jako przykład struktury biologicznej, która nie mogła powstać drogą doboru naturalnego. Twórca teorii ewolucji wiele energii włożył w rozwiązanie tego zagadnienia, które wykraczało poza możliwości ówczesnej nauki. W tym samym czasie w skałach jurajskich Bawarii znaleziony został odcisk pióra praptaka, z którego znaczenia ani Karol Darwin, ani jego współcześni nie zdawali sobie jeszcze sprawy. Pióra są tworami wyjątkowymi, wyłącznymi dla ptaków. Już w okresie jurajskim umożliwiały im lot. Pierwotnie być może pełniły inne funkcje, na przykład jako izolacja termiczna. Pytanie o genezę ptasiego pióra pozostaje jednak bez odpowiedzi. Przebieg rozwoju (organogenezy) pióra nie daje na nie odpowiedzi, bowiem prawdopodobnie proces ten w toku ewolucji podległ wtórnej modyfikacji.

W 1975 roku Philips Regal zauważył, że jaszczurki żyjące w gorącym klimacie mają łuski wydłużone bardziej niż żyjące w strefie umiarkowanej. Zaproponował hipotezę, iż pióra powstały z łusek gadów jako struktury chroniące przed promieniowaniem słonecznym. Według niego pra-pióra chroniły zwierzę przed przegrzaniem i umożliwiały mu aktywność w czasie najintensywniejszego nasłonecznienia. Po osiągnięciu stałocieplności (endotermii) przez przodków ptaków pióra zmieniły zastosowanie i przekształciły się w powierzchnie nośne umożliwiające szybowanie. Według zwolenników hipotezy pochodzenia ptaków od endotermicznych dinozaurów pióra były odpowiednikiem ssaczego futra. Problemem pozostaje wykształcenie niezwykle skomplikowanej konstrukcji mechanicznej pióra, która ma sens tylko jako powierzchnia lotna.

Pióro dzisiejszych ptaków powstaje przez uwypuklenie skóry w stożek sterczący nad jej powierzchnią. Następnie do środka tej stożkowatej struktury wpukla się wewnętrzna warstwa cylindrycznych komórek, środkowa warstwa komórek, z której powstaną promienie i zewnętrzna, z której powstaną haczyki. Na analogii z rozwojem pióra Lorenzo Alibardi przedstawił hipotezę jego powstania w ewolucji. Typowa łuska pokrywowa miałaby najpierw przekształcić się w łuskę stożkowatą. Następnie całość się wydłużyła i wewnętrzna warstwa uległa pofałdowaniu dając zawiązki promieni. W hipotezie tej zagadką jest etap przekształcenia wydłużonej stożkowatej łuski w złożoną strukturę pióra. Nie są znane w zapisie kopalnym stożkowate łuski, które mogłyby być uznane za zaczątki piór.

U najstarszego znanego upierzonego gada *Anchiornis* z późnojurajskiej (oksford) formacji Tiaojishan z Chin pióra przypominają już te u dzisiejszych ptaków. Pióra u *Anchiornis* pokrywały zarówno przednie, jak i tylne kończyny, w czym przypominał innego wczesnego protoptaka *Microraptor* z wczesnej kredy (barrem) sławnej fauny Jehol z północnych Chin. Budowa przednich skrzydeł *Anchiornis* wskazuje na wczesne uformowanie się aerodynamicznej konstrukcji i położenia piór. Zwierzę to miało w skrzydle 11 lotek pierwszego rzędu i 10 drugiego. Rozmiary lotek na skrzydłach były

Rekonstrukcje szkieletu i upierzenia późnojurajskich ptaków: Anchiornis *z formacji Tiaojishan (oksford) z północnych Chin i* Archaeopteryx *z Solnhofen (tyton); zwierzeta te reprezentują kolejne stadia ewolucyjnego przejścia od czteroskrzydłego szybującego przodka ptaków do dwuskrzydłych ptaków aktywnie fruwających*

Holotyp Praeornis sharovi *Rautian, 1978 z formacji Karabastau we wsi Aulie, Wielkie Karatau, Kazachstan; okaz sfotografowany ze światłem z lewej i prawej strony oraz rysunek interpretacyjny z poprzecznymi przekrojami*

podobne, zaskakującą cechą są lotki pokrywające kończyny tylne. Następnym w szeregu ewolucyjnym ptakiem po *Anchiornis* jest słynny praptak *Archaeopteryx z* Solnhofen w Bawarii.

Z formacji Daohugou w chińskiej Mongolii Wewnętrznej pochodzą szczątki *Pedopenna*, *Epidendrosaurus* i *Scansoriopteryx*, mają w pełni uformowane pióra, podobnie jak *Anchiornis* również na tylnych kończynach. Ich wiek na podstawie konchostraków szacuje się na środkową-późną jurę, ale nie jest pewny. Praptaki te są do siebie bardzo podobne i być może reprezentują jeden gatunek.

Zdjęcie nowego okazu pra-pióra z formacji Karabastau we wsi Aulie, Wielkie Karatau, Kazachstan (negatyw i pozytyw na rozszczepionej powierzchni łupku)

Z kilku stanowisk wczesno- i środkowojurajskich z Ameryki Północnej, Europy i Afryki znane są tropy przypominające ptasie, a najstarsze z nich odkryte zostały w osadach z końca triasu w Argentynie. Trwa spór co do genezy tych enigmatycznych tropów, które bywaja uważane za dowód na późnotriasowe początki ptaków. Mogą to być ślady niewielkich dinozaurów o stopie konwergentnie upodobnionej (z przeciwstawnym *hallux*) do ptaków.

Nadzieje na udokumentowanie materiałem kopalnym początków ewolucji piór dają znaleziska z formacji Karabasatau w górach Wielki Karatau w Kazachstanie. Jej wiek jest zwykle szacowany na późną jurę. Być może jest to początek późnej, lub koniec środkowej jury. W czasie jednej z wypraw prowadzonych w latach 40 i 50 dwudziestego wieku przez rosyjskich badaczy został znaleziony okaz. Został on zinterpretowany przez A.S. Rautiana w 1978 roku jako pra-pióro i nazwane *Praeornis sharovi*. Praca ta spotkała się z dużym sceptycyzmem. Wielu badaczy sugerowało, że jest to liść jakieś rośliny nagonasiennej, wskazano nawet gatunek *Cycadites sapportae*. Wykonano zdjęcia pod mikroskopem elektronowym stosiny pra-pióra i dzisiejszych piór. Ponieważ nie znaleziono podobnych struktur w obu stosinach uznano, że fakt ten potwierdza roślinne pochodzenie tego okazu.

Pewnych przesłanek do rozwikłania tej zagadki dał drugi okaz *Praeornis* znaleziony w czasie polsko-kazachskiej wyprawy w Wielki Karatau w 2006 roku. Okaz rosyjski jest częściowo zwietrzały i nie zachowało się w nim zwęglone wnętrze stosiny. Nowy okaz dzięki wydobyciu ze świeżej, zwięzłej skały zachował materię organiczną. Widać na nim, że stosina miała pierwotnie wypeł- nione wnętrze zaś jej środek w czasie diagenezy uległ uwęgleniu i spękaniu. Potem szczeliny wypełnione zostały dolomitem. W okazie rosyjskim struktura wnętrza ogranicza się do sieci dolomitowych żyłek i w ogóle nie przypomina pierwotnej. Zachowanie uwęglonej substancji organicz-

Holotyp Archaeopteryx siemensi *Meyer, 1861 z litograficznego wapienia najpóźniejszej jury (tyton) z Solnhofen w Bawarii – pierwszy dowód na istnienie jurajskiego pra-ptaka znaleziony w 1860 roku*

Rysunek interpretacyjny nowego okazu pra-pióra Praeornis sharovi *z Karatau wraz z wyobrażonymi przekrojami rzeczywistego okazu pozytywowego, przekrojami poprzez połączone obie połówki i rekonstrukcja hipotetycznego stanu wyjściowego uzyskanego przez uwzględnienie kompakcji (daje do tego podstawę układ warstewek wokół sztywnych okruchów węgla drzewnego); na tej podstawie zaproponowana został rekonstrukcja pierwotnej morfologii okazu*

nej w nowym znalezisku dostarczyło kluczowego argumentu, że okazy te nie są szczątkami roślinnymi. Proporcje stabilnych izotopów węgla są w niej takie, jak we współwystępujących szczątkach ryb, natomiast całkiem odmienne od uwęglonych liści roślin z tych samych warstw skalnych formacji Karabastau. Jest to najprawdopodobniej szczątek zwierzęcego pochodzenia. Duża ilość substancji organicznej w osiowej części obu okazów sugeruje, że uwęgleniu uległa twarda i masywna tkanka. Być może to tkanka rogowa, czyli złożona z martwych komórek wypełnionych białkiem – keratyną. Taki też jest skład piór ptasich i gadzich łusek.

Trzy cechy występujące w obu okazach *Praeornis* wskazują, że należą one do jednego gatunku: (1) stosina na całej długości ma taką samą szerokość, (2) wychodzą z niej trzy chorągiewki, dwie duże i jedna mniejsza oraz (3) wnętrze stosiny w obu okazach jest spękane i wypełnione przez żyły dolomityczne, co sugeruje, że pierwotnie była wypełniona gąbczastą strukturą. Jeśli to skamieniałe pra-pióra, nowe pochodzi z innej części ciała niż znalezione przez Rosjan. Okaz rosyjski przypomina pióro konturowe ze skrzydła. Nowy okaz nawiązuje do piór półpuchowych, gdyż promienie tworzą jednorodną chorągiewkę, w niektórych miejscach porozrywaną. Nie ma promyków. W okazie rosyjskim promienie mają delikatne obrzeżenia nachodzące na sąsiednie promienie. Można spekulować, że z tych obrzeżeń wyodrębniły się promyki z haczykami.

Obecność trzeciej blaszki jest przesłanką, że nie jest to jednak skamieniałość liścia. Jest też wskazówką dotyczącą pochodzenia pióra. Wiadomo, że pióra są zmodyfikowanymi łuskami keratynowymi gadów, ale ciągle nie znaleziono przekonujących ogniw pośrednich pomiędzy łuską a piórem. Być może struktury grzbietowe z ciała enigmatycznej *Longisquama z* późnego triasu Kirgizji są jednym z etapów tego procesu. U *Longisquama z* grzbietu sterczą do góry długie wąskie struktury nie powiązane ze szkieletem, a więc prawdopodobnie pierwotnie keratynowe. Mają one oś i boczne chorągiewki pofałdowane poprzecznie. Są interpretowane bądź jako przekształcone łuski o falistej powierzchni, lub jako łuski przekształcone w pra-pióra ze zrośniętymi promieniami. Mogły one służyć do okazowania podczas godów lub wspomagać lot

Hipotetyczne etapy ewolucyjnego powstania pióra z łuski gada, pokrywowe i konturowe pra-pióra Praeornis *z trzema chorągiewkami i pióro ptaka z kwadratową w przekroju stosiną*

szybowcowy. Miały skomplikowaną budowę i pewne struktury mogą być interpretowane jako trzecia chorągiewka będąca odpowiednikiem tej obecnej u pra-pióra z Kazachstanu. Jednak do pełnego wyjaśnienia problemu jeszcze daleko.

Trzy chorągiewki odchodzące od stosiny pra-pióra *Praeornis* nie przystaja do powszechnie przyjętego paradygmatu genezy ptasiego pióra. Sądzi się bowiem, że powstało ono ze stożkowatej struktury skórnej. Zaś trzy płaszczyzny mogące być zaczątkiem trzech chorągiewek występują w łuskach brzeżnych gadów. Dwie płaszczyzny przylegają do ciała, a trzecia stanowi grzebień. To sugeruje, że pióro powstało z łuski pochodzącej z boku ciała przypominającej w przekroju literę λ. Widać to najwyraźniej właśnie w okazach pochodzących z formacji Karabastau. Zapewne w dalszej ewolucji trzecia blaszka ulegała stopniowej redukcji, pozostała jednak w dzisiejszych piórach jako jedna z krawędzi stosiny, która w przekroju nie jest owalna, lecz kwadratowa.

Aby jednak do tej interpretacji rozbudowanej na podstawie interpretacji A.S Rautiana przekonać sceptyków, trzeba by znaleźć rozstrzygające dowody. Po pierwsze należałoby wykazać, że znalezione dotąd dwa okazy *Praeornis* to rzeczywiście pióra pra-ptaka czy jego gadziego przodka. Do tego konieczne jest powiązanie ze znaleziskiem szczątków kostnych. Być może szkielet ten spoczywa gdzieś w warstwach skalnych w Wielkim Karatau. Pora więc zorganizować kolejną ekspedycję do Kazachstanu i odnaleźć właściciela tajemniczych pra-piór.

Literatura

Czerkas, S.A & Yuan, C. 2002. An arboreal maniraptoran from northeast China. *In*: S.J. Czerkas (ed.) *Feathered Dinosaurs and the Origin of Flight.* 63–95. The Dinosaur Museum Journal 1. The Dinosaur Museum, Blanding, U.S.A.

Dzik, J., Sulej, T., & Niedźwiedzki, G. 2010. Possible link connecting reptilian scales with avian feathers from the early Late Jurassic of Kazakstan. *Historical Biology* 22, 394–402.

Feduccia, A., Lingham-Soliar, T. & Hinchliffe, J.R. 2007. Do feathered dinosaurs exist? Testing the hypothesis on neontological and paleontological evidence. *Journal of Morphology* 266, 125–166.

Glazunova, K.P., Rautian, A.S., & Filin, V.R. 1991. *Praeornis sharovi*: bird feather or plant leaf? *Materialy 10 Vsesoyuznoi Ornitologicheskoi Konferentzii, Vitebsk: 17–20 sentjabrya 1991. Chast* 2, 1, 149–150. Nauka i tekhnika, Minsk.

Prum, R.O. & Brush, A.H. 2002. The evolutionary origin and diversification of feathers. *Quarterly Review of Biology* 77, 261–295.

Rautian, A.S. 1978. Unikalnoye pero pticy iz otlozheniy jurskogo ozera v khrebte Karatau. *Palaeontologicheskyi Zhurnal* 1978, 4, 106–114.

Xu, X. & Zhang, F. 2005. A new maniraptoran dinosaur from China with long feathers on the metatarsus. *Naturwissenschaften* 92, 173–177.

Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., & Wang, X. 2002. A juvenile coelurosaurian theropod from China indicates arboreal habits. *Naturwissenschaften* 89, 394–398.

Zhang, F., Zhou, Z., Xu, X., Wang, X. & Sullivan C. 2008. A bizarre Jurassic maniraptoran from China with elongate ribbon-like feathers. *Nature* 455, 1105–1108.

Beznogie czworonogi

Mateusz Tałanda

Kończyny czworonogów formowały się stopniowo przez miliony lat, przez wczesny i środkowy dewon. Rozwój umięśnienia płetw służących do kroczenia po dnie morskim następował równolegle w różnych liniach ryb, lecz tylko jedna z nich wydała z siebie pierwszego czworonoga lądowego. Najstarsze szczątki kostnego szkieletu kończyn z palczastymi dłońmi i stopami znane są dopiero z końca dewonu, ale tropy pozostawione na powierzchni lagunowego mułu sugerują, że istniały one znacznie wcześniej, w początkach dewonu środkowego (niemal 395 mln lat temu; Niedźwiedzki *et al.* 2010). Wyjście na ląd wymagało dogłębnej przebudowy ciała – wytworzenia szyi, oddzielenia obręczy barkowej od czaszki i kręgosłupa, powstania obręczy miednicznej przymocowanej do kręgosłupa oraz wielu innych adaptacji do nowego typu lokomocji (Benton 2005). Sprawne, silne nogi umożliwiły wyjście na ląd przodkom płazów, a te z kolei dały początek gadom (owodniowcom), całkowicie uniezależnionym od wody. Pierwsze czworonogi miały rozmaitą liczbę palców – sześć do ośmiu. Przetrwały tylko te z pięcioma palcami (czterema w dłoni nowoczesnych płazów) i ten stan zachował się w naszych dłoniach i stopach. Kończyny pozwoliły kręgowcom skolonizować niedostępne dotychczas lądy, a w końcu także przestworza. Nie przeszkadzały przy wtórnym przejściu do życia w wodzie. Trudno zaprzeczyć, iż były w historii kręgowców niezwykle ważnym „wynalazkiem ewolucyjnym".

Beznogie czworonogi

Dlatego może dziwić, że tak wiele różnych linii czworonogów w toku ewolucji pozbyło się przynajmniej częściowo swoich kończyn. Dotyczy to praktycznie wszystkich większych ich grup – płazów, gadów, ssaków, a nawet ptaków (Benton 2005). Ślepe uliczki ewolucji? Ależ nie. Grupy o zredukowanych kończynach często są bardzo zróżnicowane i szeroko rozprzestrzenione. Beznogość pojawiła się już u paleozoicznych płazów, zapewne niejednokrotnie (Caldwell 2003). Jednym z pierwszych był wczesnokarboński rybokształtny *Crassigyrinus scoticus*. Jego kończyny były na tyle zredukowane, że nie mogły dźwigać ciała, a pionowy fałd płetwowy, biegnący wzdłuż ogona, był przystosowaniem do pływania (Heatwole & Carroll 2000; Caldwell 2003). Liczne przejawy redukcji kończyn, którym zwykle towarzyszy wydłużenie ciała, znane są u małych paleozoicznych (głównie karbońskich) płazów z grupy Lepospondyli: jaszczurkokształtnych lądowych Microsauria, wodnych Nectridea i całkowicie pozbawio-

Przykłady redukcji kończyn w głównych liniach ewolucyjnych czworonogów – uwidoczniona modyfikacja budowy palców lub całej kończyny przedniej

nych kończyn, wężokształtnych Aistopoda (Heatwole & Carroll 2000; Caldwell 2003). Wśród współczesnych nam płazów są formy całkowicie beznogie (Hickman 2006). Już w jurze ich przodkowie mieli tylko szczątkowe drobne kończyny (rodzaj *Eocaecilia*) (Caldwell 2003). Rząd płazów beznogich obejmuje około 160 gatunków zamieszkujących lasy tropikalne Ameryki Południowej, Afryki i południowo-wschodniej Azji. Żyją w glebie lub wodzie żywiąc się różnymi bezkręgowcami. Bardziej przypominają dżdżownicę niż żabę (Hickman 2006).

U niektórych nielotnych ptaków redukcji podległy skrzydła. Wiele takich nielotów, jak kiwi czy kazuary, ma ledwo dostrzegalne skrzydełka (Hickman 2006). Kazuary i strusie mają też mniej palców w stopach. Przodkowie dzisiejszych ptaków utracili większość kości śródstopia, stępu i piąty palec stopy, stąd większość ptaków ma stopy czteropalczaste. Nielotne ptaki przekształciły się jeszcze bardziej. W stopie kazuarów zostały tylko trzy palce, u strusi zaś dwa. Paradoksalnie, utrata palców związana jest z doskonaleniem zdolności biegania. Podobnie jest u koni – obecnie żyjące gatunki mają już tylko jeden funkcjonalny palec. Inne ssaki kopytne również podążyły tym szlakiem, choć najczęściej zachowały przynajmniej dwa palce (Shapiro *et al*. 2007).

Jaszczurka Slavoia darevskii *z późnej kredy Pustyni Gobi, okaz z Muzeum Paleontologicznego w Moskwie (fotografia Vladimira Alifanowa)*

Redukcji uległy również kończyny ssaków morskich. Dzisiejsze walenie mają tylko przednie kończyny, przekształcone w płetwy, choć ich przodkowie z eocenu chodzili po lądzie na czterech nogach (Benton 2005).

Redukcja kończyn nie ominęła i dinozaurów. Pierwsze dinozaury, takie jak *Herrerasaurus*, choć pozostawiały trójpalczaste tropy, miały wciąż dodatkowo szczątkowe dwa palce stopy i czteropalczastą dłoń. W różnych ich liniach niezależnie ten pierwotny zestaw ulegał dalszemu pomniejszeniu. Większość dinozaurów drapieżnych (Theropoda) miała już tylko czteropalczaste stopy i trójpalczaste dłonie. Najsłynniejszy przedstawiciel tej grupy – tyranozaur, miał tylko szczątkowe, dwupalczaste ręce. Najbardziej zaawansowane pod tym względem Alvarezsauridae, miały jednopalczaste, ledwo wystające z tułowia kończyny przednie, niekiedy ze szczątkowymi pozostałymi palcami. U roślinożernych zauropodów stopy i dłonie ulegały modyfikacjom w związku z dźwiganiem dużego ciężaru ciała. Palce stawały się coraz krótsze, zastępowane przez poduszki z tkanki łącznej. U najbardziej zaawansowanych z nich kości palców w przedniej kończynie w ogóle nie było i zwierzę wspierało się na kościach śródręcza. Niektóre z ptasiomiednicznych dinozaurów z grupy ornitopodów zachowały tylko trzy palce w stopie (Shapiro *et al*. 2007).

Jednak skutki redukcji kończyn najszerzej są znane wśród szeroko rozumianych jaszczurek, a szczególnie u wywodzących się z nich węży. Beznogimi jaszczurkami są dibamidy, węże, amfisbeny, pygopodidy, wiele scynków, padalcowatych, gymnoftalmidów oraz przedstawiciele innych grup (Greer 1991). Węże są najczęściej spotykanymi przez człowieka dużymi beznogimi zwierzętami i może dlatego wniknęły do kultury człowieka jako istoty tajemnicze i budzące lęk. Niektóre z nich są jadowite, co dodatkowo wzbudza strach, ale i fascynację.

Zagadka dla filogenetyków

Z morfologii czworonogów redukujących swój szkielet kończyn znika wiele informacji o ich przodkach. U takich wężowatych form ze szkieletu zostaje tylko czaszka, kręgosłup i pozostałości po miednicy. W dodatku, niespokrewnione formy mogą mieć podobny tryb życia, co pociąga za sobą konwergencje w budowie pozostających elementów ciała. Dlatego przez długi czas takie grupy jak dibamidy, węże i amfisbeny miały niepewną pozycję filogenetyczną. W analizach filogenetycznych z użyciem morfologii grupy te lokują się blisko siebie z wymienionych powodów. Wraz paroma innymi gałęźmi (kladami) tworzą grupę nazwaną scynkokształtnymi. Sugerowano już, że jest to najpewniej efekt konwergencji. To, co zaciera się w morfologii, najczęściej pozostaje w genach. Dane molekularne przyniosły więc rozwiązanie tego problemu. Naj-

wcześniej wyodrębnioną grupą dzisiejszych jaszczurek okazały się dibamidy, amfisbeny są blisko spokrewnione z lacertidami, a węże należą do jednej grupy z padalcokształtnymi i iguanami. Podobnie sytuacja wygląda wewnątrz węży. Węże szerokopyskie (Macrostomata) w obrębie Alethinophidia są uważane za bardzo zaawansowaną grupę, natomiast wąskopyskie (Aniliidae) za pierwotną. Jednak znaleziska najstarszych węży, które mają szerokie pyski i szczątkowe kończyny tylne, sugerują, że szerokopyskość węży jest cechą pierwotności, a nie zaawansowania. Potwierdzają to dane molekularne, z których wynika, że wąskopyskość pojawiła się wtórnie u Aniliidae, które otoczone są na drzewach filogenetycznych przez grupy szerokopyskie. Kończyny w poszczególnych grupach węży były tracone niezależnie.

Jak traci się nogi

Dlaczego tak łatwo doszło do utraty kończyn, i w tak wielu grupach jaszczurek? Z anatomicznego punktu widzenia było to proste. Wprawdzie nie mamy na tyle pełnego zapisu kopalnego, by ten proces w całości prześledzić, ale łatwo go odtworzyć na podstawie dzisiejszych i wymarłych gatunków. Wśród żyjących obecnie 60 gatunków rodzaju *Lerista* są zarówno formy z kończynami, jak i beznogie (Greer 1991; Caldwell 2003). Znamy też skamieniałości węży i jaszczurek ze szczątkowymi kończynami (Rage & Escuillié 2003). Choć każdy zanik kończyn to osobna historia, są prawidłowości rządzące tym procesem. Ewolucję w tym kierunku inicjują malejące całe kończyny; najpierw zanikają palce, potem dłoń czy stopa, a następnie kolejne oddziały kończyn w stronę tułowia (Greer 1991; Caldwell 2003; Rage & Escuillié 2003). Palce zanikają zwykle w określonej kolejności (cyfry rzymskie oznaczają numer palca): I-II-V-(III, IV) w dłoni i I-II-V-III-IV w stopie (u innych czworonogów kolejność bywała odmienna) (Shapiro *et al*. 2007). Z reguły jaszczurki traciły najpierw przednie a potem tylne kończyny, choć są wyjątki – np. wśród części amfisben zanikały wpierw tylne (Kearney 2002). Proces zaniku zachodzi stopniowo, o czym świadczą dzisiejsze i wymarłe formy pośrednie. Zanik kończyn i ich obręczy często nie jest całkowity. Przykładem wśród węży są boa, które zachowały szczątkowe kończyny tylne (Cohn & Tickle 1999). Prawie wszystkie pozostałe węże są beznogie w pełnym tego słowa znaczeniu. Wiele jaszczurek o wężowatym pokroju ciała zachowało rudymentarne kończyny tylne. Ich szkielet składa się najczęściej z kości udowej i zredukowanej miednicy (Greer 1985). Czasem pojawiają się pozostałości po obręczy barkowej (u amfisben z rodziny Blanidae występuje cała obręcz barkowa, choć brak kończyn) oraz kości podudzia (Kearney 2002). Takie rudymenty najczęściej nie mają już żadnej funkcji, ale też nie przeszkadzają zwierzęciu. U Blanidae, Bipedidae i *Ophisaurus ventralis* kość udowa tkwi wewnątrz ciała (Kearney 2002). Co ciekawe, u niektórych gatunków stopień redukcji zależy od płci; jest znacznie wyższy u samic niż u samców (Greer 1985).

Wraz z postępami redukcji kończyn tułów się zwęża, a ciało wydłuża. Ogólna liczba kręgów rośnie, a granice między odcinkami kręgosłupa zacierają się. Szyja i ogon, wbrew pozorom, pozostają relatywnie krótkie, wydłuża się za to odcinek tułowiowy (Caldwell 2003; Apesteguia & Zaher 2006). Dlatego wąż to nie „głowa i ogon", a raczej „głowa i tułów".

Nie zawsze tak jednak było. Inaczej przebiegała ewolucyjna droga ku beznogości amfisben. Prawdopodobna najstarsza amfisbena *Slavoia* miała krótkie, ale sprawne i kompletne kończyny. Dobrze skostniały przód i dach czaszki świadczy jednak o przystosowaniu do kopania nor i życia w nich. Co więcej, kończyna przednia była dobrze rozwinięta, co sugeruje zaangażowanie w tworzenie tuneli. Zatem w początkach ewolucji amfisbeny przystosowały się do podziemnego trybu życia. Kończyny zaczęły zanikać dopiero, gdy w wyniku dalszych modyfikacji głowa przejęła w pełni odpowie-

Rekonstrukcja Slavoia darevskii, *prawdopodobnie późnokredowego przodka dzisiejszych amfisben; miała już masywny przód czaszki ale wciąż kompletne, sprawne kończyny – przednie masywniejsze, niż u większości jaszczurek, zapewne przystosowane do kopania nor*

Rekonstrukcja wczesnego węża z rachitycznymi, tylnymi kończynami. Nie wiadomo, czy węże utraciły swoje kończyny w warunkach lądowych, czy morskich. Jednym z pierwszych węży lądowych była prymitywna Dinilysia z Ameryki Południowej (rysunek Jakuba Kowalskiego)

dzialność za drążenie nor, a same zwierzęta uniezależniły się całkowicie od życia na powierzchni (Tałanda 2011). Sam proces redukcji kończyn zachodził w kilku liniach amfisben już niezależnie. Tylko w rodzinie Bipedidae kończyny przednie przetrwały.

Mechanizm rozwoju zarodkowego kończyn

Dziedziczne zmiany morfologiczne są skutkiem ekspresji genów. W trakcie rozwoju zarodkowego skutki ich działania są coraz bardziej złożone i coraz bliższe końcowej postaci organizmu. Dlatego jego ewolucyjna historia jest w pewnym stopniu odtwarzania podczas rozwoju embrionalnego. Dzięki postępowi w biologii rozwoju i genetyce coraz lepiej rozumiemy czynniki determinujące morfologię zwierząt. Niestety, na gadach rzadko się przeprowadza tego typu badania i tylko pewne dane są dostępne. Zwierzęciem modelowym jest wąż boa (Cohn & Tickle 1999; Boughner *et al.* 2007). W jego rozwoju embrionalnym w zawiązkach kończyn powstają białka sygnałowe podobne do niezbędnych do wytworzenia kończyn u kurczęcia (Cohn & Tickle 1999). Zatem dlaczego jedne zwierzęta wylęgają się niemal obłe, a inne z nogami?

Badania wskazują, że głównym powodem jest różnica w ekspresji genów z grupy *Hox*, które regulują działanie innych genów i decydują o ogólnym kształcie ciała. Niektóre z białek kodowanych przez te geny: HOXB5, HOXC6 i HOXC8 odpowiadają m.in. za rozwój kręgów tułowiowych. U zarodków kury, na odcinku szyjnym i tułowiowym, rozmieszczenie tych białek jest nierównomierne. HOXB5 występuje na całej długości tego regionu, natomiast pozostałe dwa tylko w odcinku tułowiowym, przy czym HOXC8 nieco bliżej głowy. Przednia granica ekspresji genu kodującego HOXC8 znajduje się w miejscu formowania zawiązków kończyn przednich. Określa pozycję tych kończyn, a także wytworzenie łopatki. U pytona wygląda to inaczej. Wszystkie trzy białka występują na całym odcinku przedogonowym aż po głowę. Wiązane jest to z ujednoliceniem kręgosłupa i zanikiem kończyn u węży (Cohn & Tickle 1999).

Przykłady redukcji szkieletu stopy u archozaurów, ssaków i jaszczurek. Cyfry oznaczają liczbę paliczków w palcu; X to całkowity brak palca i kości śródstopia a 0 oznacza brak palca przy zachowaniu kości śródstopia (na podstawie Shapiro et al. 2007)

Lokomocja bez nóg

Lokomocja beznogim ciałem wymaga swoistego mechanizmu. Wleczenie go po nierównościach podłożu jest energochłonne ze względu na siłę tarcia. Ogranicza je wsparcie ciężaru ciała na ograniczonej powierzchni (punktach). Efekt taki daje wygięcie ciała w falę o odpowiedniej długości. Dlatego utratę kończyn poprzedza wydłużanie ciała powiązane ze zmniejszeniem jego średnicy i powiększeniem liczby kręgów (Gans 1962). Kręgi, ścięgna i mięśnie ulegały różnym modyfikacjom w poszczególnych grupach. Na przykład kręgi węży łączą się stawowo ze sobą aż w trzech miejscach. Ogranicza to ich skręcanie, chroniąc rdzeń kręgowy przed uszkodzeniem. Wprawdzie możliwość ruchu między poszczególnymi kręgami jest niewielka, to jednak ich liczba, dochodząca do 400, pozwala na swobodne zginanie ciała węża. Kręgosłup ma w zasadzie stałą długość i rozciąga się nieznacznie (Gans 1962; Dowling 1997).

Są co najmniej cztery sposoby beznogiego poruszania się jaszczurek (Gans 1962; Dowling 1997). Najbardziej uniwersalny jest ruch wijący, stosowany przez wszystkie grupy beznogie i niektóre z kończynami. Polega on na wyginaniu ciała na boki. Wierzchołki fali opierają się o podłoże a ukośny nacisk przemieszcza ciało do przodu (Dowling 1997). Jest to technika prosta i umożliwia szybki ruch przy małej amplitudzie wygięć, choć zawodzi na płaskich i wąskich powierzchniach i z trudem może być stosowana przez zwierzęta o znacznej średnicy ciała (Gans 1962). Dlatego wiele węży i amfisben wykształciło inne rodzaje poruszania się. Ruch „akordeonowy”

służy do przemieszczania się po drzewach i rzutów na ofiarę. Wąż zgina się w ciasną sinusoidę i wyrzuca ciało do przodu jak ze sprężyny. Ruch prostoliniowy (perystaltyczny) wykorzystywany jest w tunelach, szczelinach i między gałęziami. Polega na przesuwaniu jednych fragmentów pokrytego łuskami podbrzusza do przodu, podczas gdy inne są zaczepione o podłoże. Ciało jest wyprostowane i przesuwa się jednostajnie do przodu. Skośny ruch kroczący ma zastosowanie na sypkim piasku lub grząskiej ziemi. Wąż przesuwa w powietrzu przednią część ciała pod kątem 90–120 stopni. Zaczepia głową nowe miejsce i przesuwa stopniowo całe ciało w powietrzu w to miejsce. Przesuwa się bokiem, dotykając podłoża tylko w trzech miejscach. To samo zwierzę potrafi wykorzystywać często różne sposoby poruszania się, zależnie od sytuacji. Znane są też metody pośrednie (Gans 1962).

Pożytki z braku nóg

Jeśli cecha ewoluuje kierunkowo, znaczy to, że znajduje się pod naciskiem doboru naturalnego. Jaki więc nacisk selekcyjny wymusił na tak różnych grupach zwierząt redukcję kończyn?

Przyczyny bywały różne. Dinozaury i nielotne ptaki doskonaliły zdolność biegania rozbudowując kończyny tylne i redukując zbyteczne już przednie. Podobnie, gdy głównym narządem napędowym wodnych zwierząt jest ogon a przednie płetwy służą za ster, tylne stają się zbyteczne. Niektóre wodne zwierzęta pływają przez wyginanie ciała na boki, wtedy także kończyny tracą swoją lokomocyjną funkcję i podlegają redukcji (dolichozaury, salamandry, część lepospondyli, być może pierwsze węże). W ściółce i glebie przeciskanie się pomiędzy korzeniami, liśćmi, gałęziami czy w wąskich tunelach także sprzyja obłemu kształtowi ciała (jaszczurki, płazy beznogie, część lepospondyli) (Choquenot & Greer 1989).

Zatem, w różnych okolicznościach kończyna może okazać się zbędna lub wręcz utrudnia lokomocję. Dobór naturalny jest krótkowzroczny i eliminuje każdą cechę anatomiczną, która doraźnie nie jest zwierzęciu niezbędna. Nawet taką, która decydowała o powstaniu i zróżnicowaniu się danej grupy. Tak było też w przypadku kończyn czworonogów.

Utrata kończyn nie stała się dla nich ograniczeniem, przeciwnie, otworzyła nowe możliwości. Beznogie czworonogi występują w wodach słodkich i słonych, pod ziemią i na powierzchni, wiele żyje w koronach drzew, a niektóre potrafią nawet szybować (rodzaj *Chrysopelea*) (TIGR 2009). Są jednak i grupy jaszczurek, u których proces redukcji kończyn nigdy się nie zdarzył, na przykład warany, helodermy i iguany (Caldwell 2003). Przyczyny łatwo odgadnąć.

Literatura

Apesteguia, S. & Zaher. H. 2006. A Cretaceous terrestrial snake with robust hindlimbs and sacrum. *Nature* 440, 1037–1040.

Benton, M.J. 2004. *Vertebrate Palaeontology, 3rd Edition*. 472 pp. Wiley-Blackwell.

Boughner, J.C., Buchtová, M., Fu, K., Diewert, V., Hallgrímsson, B. & Richman, J.M. 2007. Embryonic development of *Python sebae* – I: Staging criteria and macroscopic skeletal morphogenesis of the head and limbs. *Zoology* 110, 212–230.

Caldwell, M.W. 2003. "Without a leg to stand on": on the evolution and development of axial elongation and limblessness in tetrapods. *Canadian Journal of Earth Sciences* 40, 573–588.

Choquenot, D. & Greer, A.E. 1989. Intrapopulational and interspecific variation in digital limb bones and presacral vertebrae of the genus *Hemiergis* (Lacertilia, Scincidae). *Journal of Herpetology* 23, 374–281.

Cohn, M.J. & Tickle, C. 1999. Developmental basis of limblessness and axial patterning in snakes. *Nature* 399, 474–479.

Dowling, K.J. 1997. *Limbless Locomotion: Learning to Crawl with a Snake Robot*. Doctoral dissertation, technical report CMU-RI-TR-97-48, Robotics Institute, Carnegie Mellon University.

Gans, C. 1962. Terrestrial locomotion without limbs. *American Zoologist* 2, 167–182.

Greer, A.E. 1985. The relationships of the genera *Anelytropsis* and *Dibamus*. *Journal of Herpetology* 19, 116–156.

Greer, A.E. 1991. Limb reduction in squamates: identification of the lineages and discussion of the trends. *Journal of Herpetology* 25,166–173.

Heatwole, H. & Carroll, R.L. (eds) 2000. Palaeontology. *Amphibian Biology* 4, 973–1496.

Hickman, C.P., Roberts, L.S., Larson, A., I'Anson, H. & Eisenhour, D.J. 2006. *Integrated Principles of Zoology. 13th Edition*. 899 pp. McGraw-Hill Higher Companies, Inc.

Kearney, M. 2002. The appendicular skeleton in amphisbaenians. *Copeia* 2002, 719–738.

Niedźwiedzki, G., Szrek, P., Narkiewicz, K., Narkiewicz, M. & Ahlberg, P.E. 2010. Tetrapod trackways from the Elary Middle Devonian period of Poland. *Nature* 463, 43–48.

Rage, J.C. & Escuillié, F. 2003. The Cenomanian: stage of hindlimbed snakes. *Notebooks on Geology*, Maintenon, Article 2003/01 (CG2003_A01_JCR-FE).

Shapiro, M.D., Shubin, N.H. & Downs, J.P. 2007. Limb diversity and digit reduction in reptilian evolution, 225–244. *In*: B.K. Hall (ed.) *Fins into Limbs*. The University of Chicago Press.

Tałanda, M. 2011. *Biologia późnokredowej jaszczurki* Slavoia darevskii *na podstawie morfologii szkieletu*. 86 pp. Archiwum Prac Dyplomowych Uniwersytetu Warszawskiego.

The TIGR database. Aktualizowana 18 stycznia 2009. www.reptile-database.org/

Ryby dwudyszne z późnotriasowej rzeki i jeziora Krasiejowa

Piotr Skrzycki

Wiek XIX był okresem wielu przełomowych odkryć naukowych, m. in. z dziedzin biologii, geologii oraz paleontologii. Wówczas, niemal równocześnie, odkryto pierwsze skamieniałe szczątki ryb dwudysznych (Dipnoi) i ich dzisiejsze reliktowe gatunki. W 1838 roku Louis Agassiz opisał pod nazwą rodzajową *Ceratodus* płyty zębowe znalezione w skałach europejskiego triasu, początkowo interpretowane jako zęby rekinów. Wtedy też, w 1837 roku Leopold Fitzinger rozpoznał żyjącą w Ameryce Południowej dwudyszną *Lepidosiren* a Richard Owen w 1839 roku afrykańskiego *Protopterus*. Najbliższy anatomicznie triasowym formom australijski *Neoceratodus* trafił do literatury naukowej dopiero w roku 1870. Podobieństwo do form kopalnych pozwala nazywać te ryby żywymi skamieniałościami.

Ryby dwudyszne to zwierzęta nietypowe. Tak jak inne ryby mają skrzela, ale też i płuca (stąd ich nazwa), za których pomocą mogą oddychać powietrzem atmosferycznym. To, wraz ze stadium kijanki, pierwotna właściwość ryb kostnoszkieletowych. Niektóre ryby dwudyszne mają zdolność przetrwania pory suchej (estywacji) w śluzowym kokonie, którym się otaczają.

Niemal wszystkie Dipnoi mają płyty zębowe zbudowane z dentyny pokrytej cienką warstwą emalii. Składają się z wachlarzowato ułożonych zrastających się ze sobą rzędów małych ząbków rosnących przez całe życie zwierzęcia. Obecność płyt zębowych jest jedną z najbardziej charakterystycznych cech ryb dwudysznych i świadczy o ich sposobie odżywiania się.

Zapis kopalny ryb dwudysznych rozpoczyna się we wczesnym dewonie. Początkowo żyły w morskich środowiskach (rafy koralowe, laguny) i szybko rozprzestrzeniły się na cały świat. Kilkadziesiąt dewońskich gatunków o znacznym skostnieniu szkieletu jest znanych ze skamieniałości zachowanych nierzadko w anatomicznym ułożeniu. W późnym dewonie, karbonie i wczesnym permie ryby te bytowały w środowiskach płytkomorskich, brakicznych i słodkowodnych. Budowa ich czaszki i pokrój ciała były coraz bardziej podobne do form mezozoicznych i dzisiejszych. W mezozoiku zdecydowana większość ryb dwudysznych prowadziła słodkowodny tryb życia, co wiązało się z mniejszym ich zróżnicowaniem. Pod koniec kredy znikły z północnej półkuli, pozostając tylko na kontynentach powstałych z rozpadu Gondwany. Zaawansowane dwudyszne od permu wykazują tendencję do coraz mniejszej mineralizacji szkieletu, co pomniejsza szanse na zachowanie się w stanie kopalnym. Od mezozoiku większość szczątków tych ryb to izolowane płyty zębowe, czasem stowarzyszone z kośćmi szczęk i fragmentami dachu czaszki. Bardzo rzadko zdarzają się pozostałości szkieletu pozaczaszkowego. Wraz z przejściem do życia w coraz płytszych środowiskach postępował bowiem proces upodabniania dorosłych osobników do wczesnych stadiów rozwojowych (pedomorfoza), którego świadectwem jest zanik kanałów w dentynie pokrywającej kości skórne i łuski, uproszczenie skostnień dachu czaszki oraz przybieranie coraz bardziej kijankowatego kształtu ciała. Równo-

Dzisiejszy
Neoceratodus forsteri
z Australii (wg Jarvik 1980)

cześnie jednak płyty zębowe stawały się masywniejsze i mocniej zmineralizowane. Wspomaga to fosylizację i wyjaśnia względnie dużą liczbę płyt zębowych w zapisie kopalnym mezozoiku i kenozoiku.

Polskie ryby dwudyszne

Triasowe ryby dwudyszne znane są praktycznie ze wszystkich kontynentów. Większość znalezisk to tylko płyty zębowe, bardzo rzadko stowarzyszone z innymi kośćmi. Potriasowy zapis kopalny jest równie ubogi. Jedynie w kilku przypadkach obok zębów znaleziono też szczątki czaszki i szkieletu pozaczaszkowego.

Również w polskich formacjach skalnych są szczątki tych ryb. W 1950 roku Zinaida Gorizdro-Kulczycka opisała znalezione w Górach Świętokrzyskich płyty zębowe i nieliczne kości szczęk późnodewońskich przedstawicieli Dipnoi. Natomiast z utworów triasowych południa Polski (być może także obrzeżenia Gór Świętokrzyskich) znane są liczne skamieniałości „nowoczesnych" ryb dwudysznych, głównie płyty zębowe. Szczególnie bogaty pod tym względem jest Śląsk Opolski, gdzie już w XIX wieku Ferdinand Roemer i Wilhelm Volz natrafili na pierwsze ich skamieniałości. Jednakże bogate w skamieniałości stanowisko w Krasiejowie przez długi czas pozostawało nieznane i dopiero od 1993 jest źródłem kopalnego materiału ryb dwudysznych.

Podczas kilkunastu lat wykopalisk w późnotriasowych (karnik) osadach Krasiejowa znaleziono dziewiętnaście płyt zębowych oraz liczne łuski ryb dwudysznych. Płyty zębowe są bardzo charakterystyczne dla gatunku. Szczególnie cenne są znaleziska łusek, gdyż są one rzadkie w materiale kopalnym a dają pewne wyobrażenie o pokroju ciała wymarłych ryb dwudysznych.

Tryb życia triasowych ryb dwudysznych

W karniku obszar Krasiejowa znajdował się w zupełnie innym miejscu niż dziś. Był położony bliżej zwrotnika Raka, około trzy tysiące kilometrów na południe w stosunku do dzisiejszego położenia, zatem w znacznie cieplejszej strefie klimatycznej. Na początku mezozoiku wszystkie kontynenty były połączone w jeden superkontynent zwany Pangeą. Krasiejów leżał mniej więcej w jego centralnej części, na zachodnim wybrzeżu. W triasie środkowym znaczną część Polski zalały wody Basenu Germańskiego, które wysłodziły się i zanikały w triasie późnym. Obszar ówczesnego Krasiejowa znajdował się na południowo-wschodnim obrzeżeniu tego basenu. W karniku jego wody i wpływające do nich rzeki stanowiły idealne środowisko życia dla ryb dwudysznych. Klimat był ciepły i wilgotny, a wolno płynące, rozlewające się rzeki oraz rozległe jeziorzysko oferowały obfitość pożywienia, doskonałe warunki do rozrodu oraz wiele miejsc, gdzie można się było ukryć przed drapieżnikami. Dzięki płucom ryby mogły przetrwać w środowisku o małej zawartości rozpuszczonego w wodzie tlenu, a także radzić sobie z epizodami suchymi migrując z wysychających zbiorników do jeszcze niewyschniętych.

Od strony ich budowy anatomicznej ryby dwudyszne niewiele zmieniły się od triasu, zatem można założyć, że i ich behawior był niezmienny, skoro żyły w podobnym klimacie i środowisku.

Dolna płyta zębowa młodocianego Ptychoceratodus *z Krasiejowa; na krawędziach grzebieni widoczne drobne ząbki; widok od strony zgryzu (okluzji) i policzka*

Górna płyta zębowa dorosłego Ptychoceratodus *z Krasiejowa; z tyłu płyty widoczny wyrostek łączący ją z kośćmi czaszki; widok od strony zgryzu, podniebienia i z boku*

Dolna płyta zębowa dorosłego Ptychoceratodus *z Krasiejowa ze startymi krawędziami grzebieni; widok od strony zgryzu*

Australijski *Neoceratodus* prowadzi raczej ospały tryb życia, jednak jest zdolny do nagłych zrywów gdy musi uciekać przed drapieżnikiem lub gdy ściga ofiarę. Ma słaby wzrok i żeruje głównie w nocy wykorzystując zmysł elektrorecepcji i dobry węch. Poluje na mięczaki, skorupiaki, larwy owadów, żaby, małe ryby, żywi się też czasem wodnymi i lądowymi roślinami, a nawet kwiatami i owocami, które spadną do wody.

Większość ryb dwudysznych, w tym wszystkie „nowoczesne" odżywiały się głównie zwierzętami zaopatrzonymi w twarde skorupy, muszle lub pancerze (były durofagami). Mogły dobrać się do części miękkich swych ofiar krusząc ich twarde zewnętrzne osłonki. Masywne płyty zębowe tworzą doskonały aparat miażdżący, działający jak dziadek do orzechów. Grzebienie dolnych i górnych płyt zębowych wchodząc między siebie kruszą skorupę ofiary, która następnie jest przeżuwana, co jest nietypowe dla ryb. Niektóre ryby dwudyszne mają także zęby lemieszowe – dłutowate wyrostki znajdujące się na górnej szczęce blisko końca pyska, które ułatwiają chwytanie ofiar. Dotychczasowe znaleziska wskazują, że krasiejowskie ryby dwudyszne nie miały zębów lemieszowych, ale były wyposażone w płyty zębowe o czterech grzebieniach na dolnej płycie i pięciu na górnej. Za ich pomocą żywiły się występującymi w Krasiejowie skorupiakami, ślimakami, być może małymi rybami i młodymi płazami oraz roślinami, a przede wszystkim małżami z rzędu Unionida (skójkami), które stanowią zdecydowaną większość skamieniałości bezkręgowców w Krasiejowie. Potwierdzają to badania przeprowadzone na niektórych małżach z geologicznie późniejszego stanowiska Lipie Śląskie, u których na powierzchni skorupki lub na jej brzegach widać ślady mechanicznych uszkodzeń. Odpowiadają one kształtem morfologii płyt zębowych, więc są to najprawdopodobniej ślady ugryzień na małżach, którym udało się uciec spomiędzy miażdżących szczęk.

Dzisiejszym *Neoceratodus* zagraża głównie człowiek, niszcząc ich środowisko życia. Dorosłe osobniki nie mają praktycznie naturalnych wrogów, choć larwy i młode bywają ofiarami drapieżników. Krasiejowskie ryby dwudyszne miały prawdopodobnie życie znacznie niebezpieczniejsze. Można przypuszczać, że młodociane i dorosłe osobniki stawały się pożywieniem atakujących znienacka wielkich płazów tarczogłowych metopozaurów i cyklotozaurów oraz krokodylokształtnych gadów fitozaurów, będących doskonałymi pływakami. Larwy i młode osobniki mogły też padać ofiarą innych ryb. Dzisiejsze *Neoceratodus* bronią się przed drapieżnikami ukrywając się wśród roślinności porastającej dno, a ich ubarwienie (ciemnozielone, szare, brązowe) dodatkowo wspomaga maskowanie. Zapewne krasiejowskie dwudyszne w podobny sposób ratowały swoje życie, choć walka o nie nierzadko bywała bardziej zażarta niż ma to miejsce dziś.

Płytka cienka wykonana z płyty zębowej Ptychoceratodus *z Krasiejowa; widok powierzchni grzebienia, powiększenie zewnętrznej ściany płyty (widoczna emalia i dentyna płaszczowa) oraz powiększenie wnętrza płyty (widoczny denteon, dentyna wokółdenteonalna i międzydenteonalna)*

Budowa płyt zębowych ryb dwudysznych

Rozwój płyt zębowych u ryb dwudysznych, ich struktura i histologia tkanek je budujących jest wyjątkowa w świecie zwierząt i odróżnia je od jakiegokolwiek innego uzębienia. Dewońskie dwudyszne zatraciły występujące u ich przodków spirale zębowe i zęby znajdujące się na krawędzi szczęk, by do rozdrabniania pokarmu używać płyt zębowych i z czasem zębów lemieszowych. Dzięki żyjącym dziś przedstawicielom tej prastarej grupy możemy zbadać dokładnie jak formuje się „uzębienie" ryb dwudysznych w rozwoju osobniczym i, posługując się założeniem o „rekapitulacji filogenezy w ontogenezie", odnieść to do ewolucji form kopalnych.

Płyty zębowe dwudysznych powstają z pojedynczych ząbków ułożonych wachlarzowato, pokrytych emalią i złożonych z różnych rodzajów dentyny oraz z tkanki kostnej. Budowa każdego ząbka (podobnie jak jakiegokolwiek zęba czy łuski kręgowca) rozpoczyna się od niewielkiej ilości dentyny odkładanej przez komórki podściełające (odontoblasty), którą następnie przykrywają od zewnątrz warstwy emalii produkowanej przez komórki okrywającego ząbek nabłonka (ameloblasty). W trakcie wzrostu ząbki zrastają się ze sobą i formują płytę zębową, która początkowo ma trzy grzebienie na dolnej szczęce i cztery na górnej. Grzebienie rosną przez dodawanie nowych ząbków przy krawędzi policzkowej płyty, a nowe grzebienie (maksymalnie do siedmiu) są dodawane w kierunku ogona zwierzęcia. Sekwencja formowania się i zlewania ząbków jest ciągle powtarzana w miarę wzrostu zwierzęcia i z każdym nowym ząbkiem warstwy dentyny i emalii są dodawane na obrzeżu płyty zębowej. Dzięki temu powierzchnia płyty powiększa się. Wzrost jest ciągły, lecz częściowo ograniczany przez ścieranie się powierzchni płyty.

Wszystkie tkanki budujące płytę zębową powstają na bazie kolagenowej macierzy pozakomórkowej przesyconej w różnym stopniu fosforanem wapnia (hydroksyapatytem). Okrywająca płytę emalia, wydzielana od zewnątrz przez komórki nabłonka (ameloblasty), jest bardzo twarda i wysoce zmineralizowana ale cienka. Jest ścierana z powierzchni płyty pozostając tylko w rosnących (pokrytych nabłonkiem) jej miejscach oraz pomiędzy grzebieniami, gdzie jest najmniej narażona na ścieranie. Emalia jest zbudowana z wielu równoległych warstw złożonych z malutkich kryształów hydroksyapatytu orientowanych prostopadle do powierzchni płyty. Pod emalią zawsze znajduje się dentyna wydzielana przez komórki tkanki podściełającej płyty (odontoblasty). Jest ona umiarkowanie zmineralizowaną warstwą wypełnioną grubymi splątanymi włóknami kolagenu widocznymi nawet w dojrzałej tkance. W powstających ząbkach dentyna tworzy solidny rdzeń twardej tkanki tworzony przez wyspecjalizowane odontoblasty w jamie miękiszowej. Wnętrze płyty buduje dentyna, która ma strukturę podobną do dentyny rdzeniowej, lecz nie jest tak zbita. Jest ona poprzerastana równomierną siecią kanałów (denteonów), w które wnika tkanka z jamy miękiszowej. Każdy kanał od zewnątrz jest otoczony słabo zmineralizowaną, miękką dentyną, która pokrywa także kość i płytę zębową wokół krawędzi jamy miękiszowej. Wewnątrz kanałów biegną naczynia włosowate i nerwy. Jeśli poprzez ścieranie się powierzchni płyty zębowej denteon staje się otwarty na zewnątrz, jest zatykany przez kryształy apatytu chroniące przed urazami i wnikaniem zanieczyszczeń do wnętrza kanału. U niektórych dwudysznych (np. u żyjących dziś *Lepidosiren* i *Protopterus*) dentyna rdzeniowa nie jest usuwana, a jej ciągły wzrost daje wysoce zmineralizowaną tkankę, zawierająca niewiele włókien kolagenowych, nieprzebitą kanałami.

Płytka cienka z płyty zębowej dzisiejszego Neoceratodus forsteri *i powiększenie wnętrza płyty (widoczny denteon, dentyna wokółdenteonalna i międzydenteonalna)*

Wachlarzowato lub prawie równolegle dentynowe grzebienie płyt połączone są nasadami. Pomiędzy grzebieniami są V-kształtne rowki. Każda z płyt jest przyrośnięta do kości, dolne płyty do kości *praearticulare* a górne do kości *pterygo-palatinum*. Kości te łączą się z innymi kośćmi czaszki tworząc sprawny aparat miażdżący. Liczba grzebieni, pokrój ich powierzchni i budowa wewnętrzna są różne u różnych gatunków. Również wśród form kopalnych było wiele wariantów histologii twardych tkanek płyt zębowych. Niemniej jednak plan budowy płyt zębowych nie zmienił się od dewonu do dziś. Wynika to zapewne z doskonałego przystosowania się ryb dwudysznych do trybu życia, co pozwoliło im przetrwać w praktycznie niezmienionej niszy ekologicznej przez ponad 400 mln lat.

Krasiejowskie skamieniałości ryb dwudysznych

Płyty zębowe ryb dwudysznych znajdowane były w obu poziomach kościonośnych (jeziornym i rzecznym) Krasiejowa, natomiast łuski tylko w pokładzie jeziornym. Płyty zębowe występowały pojedynczo, natomiast łuski tworzyły czasem duże nagromadzenia

Płyty zębowe ryb dwudysznych występujących w triasie (z Roemer 1870, Kemp 1996, Martin & Ingavat 1982, Volz 1896, Schultze & Kriwet 1999, Martin et al. 1981, Kemp 1998)

– nawet do stu okazów. Stan zachowania płyt zębowych jest bardzo dobry, można na nich nawet dostrzec linie przyrostowe. Znaleziska łusek są rzadkością w skali światowej i mimo ich nienajlepszego zachowania stanowią bardzo cenny materiał. Dotychczas niestety nie zostały znalezione w Krasiejowie żadne szczątki szkieletu czaszkowego lub pozaczaszkowego ryb dwudysznych.

Wszystkie płyty zębowe z Krasiejowa są trójkątnego zarysu i mają dość masywne grzebienie, których powierzchnie są mniej lub bardziej starte, zależnie od wielkości płyty. Odzwierciedla to wiek osobniczy – im starszy, tym zużycie płyt jest większe. Grzebienie płyt młodocianych osobników są ostre i widać na nich malutkie ząbki, natomiast grzebienie płyt starszych są stępione, przez co ich krawędzie są obłe. Na startej powierzchni grzebieni wszystkich płyt można dostrzec liczne jamki o średnicy około 0,1 mm odpowiadające kanałom, które widoczne są dzięki całkowitemu starciu cienkiej warstwy emalii i częściowemu starciu dentyny płaszczowej, które pokrywały płytę.

Mikrostruktura płyt zębowych z Krasiejowa, mimo pewnych różnic w aranżacji sieci kanałów, jest bardzo podobna do mikrostruktury płyt dzisiejszego australijskiego *Neoceratodus*. Kanały mają zbliżoną średnicę; zbudowane z różnych rodzajów dentyny wnętrze płyty wygląda prawie identycznie; emalia jest cienka i krucha, ponadto brak jest zwartej okrywy dentyny (petrodentyny) właściwej innym dzisiejszym dwudysznym.

Płyty zębowe ryb dwudysznych mogą się różnić między gatunkami liczbą grzebieni a także miejscem, w którym zbiegają się ich krawędzie. Grzebienie bywają tępe lub ostre, wąskie lub szerokie, zmienia się ich długość w obrębie płyty, ważny jest także wygląd samej powierzchni płyty, na której widoczne są jamki (powstałe przez starcie emalii) występujące tylko na grzebieniach

lub na grzebieniach i w rowkach pomiędzy nimi. Na stronie „tylnej" płyty górnej może znajdować się, lub nie, wyrostek wstępujący (służący do połączenia szczęki z dachem czaszki), którego wygląd jest różny w zależności od gatunku, natomiast w przypadku „tyłu" dolnych płyt ważna jest liczba zatok i ich pokrój. Jeśli zachowane są również kości podtrzymujące płyty zębowe, istotna jest ich wielkość, pokrój oraz sposób w jaki łączą się ze sobą (symfyza).

Płyty zębowe ryb dwudysznych z Krasiejowa mają masywne, ostro zakończone grzebienie wyrastające z przedniej części płyty. Na kości *praearticulare* znajdują się dwie zatoki (przednia zatoka jest mniejsza), a na kości *pterygo-palatinum* za drugim grzebieniem górnej płyty zębowej jest krótki wyrostek, jajowaty w przekroju. Dolne płyty zębowe są położone blisko siebie, ale nie stykają się, natomiast górne płyty zębowe stykają się ze sobą. Na powierzchni zgryzu i na grzebieniach widoczne są liczne jamki, natomiast w rowkach pomiędzy grzebieniami ich brak lub są bardzo rzadkie.

Pokrewieństwa ryb dwudysznych z Krasiejowa

Do interpretacji płyt zębowych z Krasiejowa pomocne okazały się badania biometryczne przy użyciu metody zaproponowanej przez Emilię Vorobjewę i Maksyma Minicha w 1968 roku. Pomierzone zostały kąty i odległości między grzebieniami. Mimo niewielkiej liczby okazów i różnic ontogenetycznych widać, że płyty krasiejowskie wykazują niewielką zmienność kątów i stosunków długości między grzebieniami. Z rozkładu zmienności wynika, że płyty zębowe ryb dwudysznych z Krasiejowa należały do jednego gatunku. Pozostaje jedynie wskazanie populacji wcześniej opisanego gatunku, z którym mogła się krzyżować populacja z Krasiejowa.

Gatunki, z którymi można porównywać materiał krasiejowski występowały głównie w triasie Europy i, poza jednym z nich, zamieszkiwały słodkowodne środowiska. Są to *Ceratodus silesiacus*, *C. concinnus*, *C. madelungi*, *Ptychoceratodus philippsi*, a także *C. kaupi*, *C. sturii* i *P. serratus* – trzy gatunki z Basenu Germańskiego oraz *Neoceratodus forsterii* czyli dzisiejszy rogoząb, traktowany jako odnośnik, ukazujący zmiany ewolucyjne jakie zaszły w obrębie jednej grupy, gdyż jego płyty zębowe znacząco różnią się od krasiejowskich.

Podstawą do wydzielenia *Ceratodus silesiacus* były dwie płyty zębowe znalezione przez Ferdinanda Roemera w 1870 roku w brekcji lisowskiej z Lisowa koło Lublińca. Brekcja lisowska datowana jest na koniec noryku lub początek retyku. Ogólna morfologia płyt *C. silesiacus* jest bardzo podobna do krasiejowskich, dlatego właśnie początkowo płyty zębowe z Krasiejowa zaliczono do tego gatunku. Różnice są nieznaczne: w przypadku obu płyt brzeg językowy jest trochę krótszy i rowki między grzebieniami są dłuższe, ponadto pierwszy grzebień dolnej płyty jest nieco mniejszy. Z powodu niemożności zbadania materiału z Lisowa nie wiadomo czy jest i jak wygląda wyrostek na grzbietowej stronie górnej płyty oraz jak wyglądają zatoki po stronie policzkowej płyty dolnej.

Rekonstrukcja płyt zębowych Ptychoceratodus *z Krasiejowa*

Zdaniem Michaela Martina przedstawionym w pracach z 1980 i 1981 roku płyty zębowe z Lisowa są płytami młodocianymi formy należącej do *Ptychoceratodus philippsi* opisanego (jeszcze jako *Ceratodus philippsi*) po raz pierwszy w 1838 roku przez Louisa Agassiza z oolitów ze Stonesfield w Oxfordshire lub *Ceratodus concinnus* opisanego przez Plieningera w 1844 ze środkowego kajpru okolic Stuttgartu (którego Martin w 1982 roku włączył również do rodzaju *Ptychoceratodus*).

Ptychoceratodus philippsi ma rozległe rozprzestrzenienie – jest znany z wczesnego triasu Australii, dolnego kajpru Niemiec, retyku Francji oraz środkowej jury Anglii. Jest wiele podobieństw między płytami zębowymi z Krasiejowa *a* płytami *P. philippsi* z retyckiego Saint-Nicolas-de-Port. Przede wszystkim liczba grzebieni i stosunki ich długości, szerokości rowków między grzebieniami, poza tym wygląd zatok na kości *praearticulare*, stykanie się górnych płyt zębowych oraz pozycja i długość wyrostka na kości *pterygo-palatinum*. Jednak są też pewne różnice. W przypadku krasiejowskich dolnych płyt pierwszy grzebień nie jest aż tak długi, a czę-

Szczęki ryby dwudysznej Ptychoceratodus *z Krasiejowa w anatomicznym ułożeniu; dolna szczęka ciemnoszara, górna szczęka jaśniejsza; linia przerywana wyznacza przypuszczalną krawędź pyska*

ść kości *praearticulare* odchodząca od krawędzi środkowej jest nieco krótsza w przypadku młodych osobników i zdecydowanie krótsza u dorosłych. W górnej szczęce zasadniczo inny wygląd ma kość *pterygo-palatinum*, która u *P. philippsi* jest niewielka, natomiast u krasiejowskich dwudysznych, choć nie jest zachowana, jednak z dużą pewnością można wnioskować, że była zdecydowanie dłuższa, ponadto jej wyrostek na stronie grzbietowej płyty był raczej jajowaty w przekroju niż okrągły.

Również w Czatkowicach koło Krakowa rozpoznane zostały przez Jolantę Rudzińską płyty zębowe przypominające *P. philippsi*. Znalazły się w tamtejszych osadach krasowych w drugiej fazie krasowienia, prawdopodobnie w późnym triasie.

Ceratodus (*Ptychoceratodus*) *concinnus* Plieninger, 1844 znany jest tylko ze środkowego kajpru okolic Stuttgartu w Wirtembergii. Między płytami zębowymi sztutgardzkiego *C. concinnus* a płytami z Krasiejowa trudno dopatrzeć się znaczących różnic. Niewielkie odmienności w długości grzebieni lub szerokości rowków można z łatwością wyjaśnić zmiennością osobniczą. Kości *praearticulare* i *pterygo-palatinum* mają bardzo podobną budowę dlatego najlepiej oprzeć się głównie na biometrii.

Z retyku Francji i późnego ladynu Niemiec znane są płyty zębowe *Ceratodus kaupi* Agassiz, 1838. Wygląd niemieckich płyt zębowych *C. kaupi* jest bardzo podobny do krasiejowskich. Różnią się od siebie wielkością pierwszego grzebienia i szerokością płyty dolnej, płyty górne są bardzo podobne. Jednakże sama wielkość płyt znacznie przekracza wielkość płyt krasiejowskich, u których najdłuższy brzeg językowy dorosłego osobnika ma 23 mm, a w przypadku *C. kaupi* przekracza nawet 40 mm. Brak danych o kościach podtrzymujących płyty bardzo utrudnia porównanie.

Odnaleziony został tylko jeden okaz *Ceratodus sturii* z późnego triasu okolic Lunz w Austrii opisany przez Friedricha Tellera w 1891 roku, niemniej jednak zawiera on lewą część dachu czaszki, płyty zębowe (górne niekompletne) z częściowo zachowanymi kośćmi oraz fragmentami żeber. Dolne płyty zębowe (oraz zachowana część górnych) z Lunz są podobne do płyt krasiejowskich, ale wygląd kości *praearticulare i pterygoideo-palatinum* jest bardzo odmienny. Są także znacznie od nich większe.

Ptychoceratodus serratus, którego pierwszy raz (pod nazwą rodzajową *Ceratodus*) opisał Louis Agassiz w 1838 z liasu Aust-Cliff z okolic Bristolu, to dobrze poznany gatunek ryby dwudysznej. Z późnoladyńskiego stanowiska Kupferzell-Bauersbach w Wirtembergii pochodzą najlepsze skamieniałości tego gatunku, na podstawie których Hans-Peter Schultze w 1981 zaklasyfikował go do rodzaju *Ptychoceratodus*. Znaleziono tam kompletny dach czaszki, płyty zębowe razem z prawie kompletnymi podtrzymującymi je kośćmi oraz zęby lemieszowe. Morfologia płyt zębowych *P. serratus* znacząco różni się od materiału z Krasiejowa. Dolne płyty zębowe buduje sześć grzebieni a górne siedem, poza tym ich wygląd jest tak odmienny, że można wykluczyć ten gatunek z dalszych rozważań, dlatego nie został on uwzględniony w badaniach morfometrycznych.

Innym śląskim stanowiskiem z rybami dwudysznymi jest Gogolin, oddalony kilkanaście kilometrów od Krasiejowa. Z tamtejszych morskich osadów dolnego wapienia muszlowego (anizyk) w 1896 przez Wilhelma Volza zostały opisane dwie płyty zębowe ryb dwudysznych jako reprezentujące nowy gatunek – *Ceratodus madelungi*. W 1982 roku Michel Martin zaklasyfikował go do rodzaju *Ptychoceratodus*. Płyty z Gogolina są tak różne, że trudno sobie wyobrazić ich właściwe działanie razem, być może należą do dwu różnych gatunków. Materiał krasiejowski i płyty *C. madelungi* różnią się bardzo wiekiem i środowiskiem, widoczne są też znaczące różnice morfologiczne. W przypadku płyty dolnej to tylko odstający pierwszy grzebień, najdłuższy drugi i zagięty ostatni, w przypadku górnej to przede wszyst-

kim liczba grzebieni i ich wielkości, ponadto kość *pterygo-palatinum* jest stosunkowo węższa niż ta sama kość w płytach krasiejowskich.

Kolejnym, coraz bardziej obiecującym stanowiskiem Śląska Opolskiego staje się Lipie Śląskie, z którego co rok udaje się wydobyć coraz więcej doskonale zachowanych skamieniałości. Materiał kostny ryb dwudysznych jest wprost zdumiewająco bogaty – liczne płyty zębowe, kości czaszki, być może nawet kości obręczy barkowej. Morfologia płyt zębowych z Lipia Śląskiego na pierwszy rzut oka jest niemal identyczna z krasiejowskimi, jednakże są one znacznie większe (brzeg językowy największych okazów ma do 35 mm), a rowki między grzebieniami są głębsze. Ponadto pierwszy grzebień dolnych i górnych płyt zębowych jest stosunkowo większy i bardziej masywny; zatoki strony policzkowej dolnych płyt są nieco głębsze, a wyrostek górnej płyty jest dłuższy i prostokątny w przekroju. Badania ryb dwudysznych z Lipia Śląskiego dopiero się rozpoczęły i nie wykonano jeszcze ich pomiarów, zatem za wcześnie na wyciąganie wniosków.

Skamieniałości *Neoceratodus forsteri* są znane z osadów późnej kredy Australii i od tego czasu ta forma pozostała niezmieniona do dziś. Szczęki *Neoceratodus* mają plan budowy taki, jak kopalnych ryb dwudysznych. Ma on cztery płyty zębowe przyrośnięte do kości *praearticulare* (dolne płyty) i *pterygo-palatinum* (górne płyty) oraz dwa zęby lemieszowe na górnej szczęce. Od triasowych przedstawicieli Dipnoi płyty te różnią się liczbą grzebieni, których na dolnej płycie jest sześć natomiast na górnej siedem. Ponadto grzebienie są nieco mniej masywne, rowki głębsze, pierwszy grzebień jest dłuższy od pozostałych i zazwyczaj hakowato zagięty, a pierwszy rowek jest nieco szerszy. Pozostałe grzebienie zmniejszają się ku ostatniemu. Obie płyty zębowe swoim kształtem przypominają trójkąt o bardzo rozwartym kącie.

Biometria kątów i stosunków długości między grzebieniami płyt zębowych z Krasiejowa wykazała istotne różnice w stosunku do wszystkich znanych wcześniej gatunków ryb dwudysznych. Najbardziej zbliżony ze wszystkich branych pod uwagę jest *C. silesiacus*, którego płyty zębowe mają bardzo podobną morfologię i wykazują wiele podobieństw biometrycznych z krasiejowskimi.

Plan budowy płyt wskazuje na przynależność gatunku krasiejowskiego do rodzaju *Ptychoceratodus.* Prawdopodobnie był to nowy gatunek tego rodzaju, będący być może przodkiem *C. silesiacus* i/lub dwudysznych z Lipia Śląskiego, lecz potwierdzenie tej kwestii wymaga jeszcze dalszych badań.

Łuski ryb dwudysznych z Krasiejowa

W Krasiejowie częste są pojedyncze znaleziska lub nagromadzenia okrągłych łusek ryb dwudysznych. Większość ma kształt w przybliżeniu owalny, z tylną krawędzią bardziej prostokątną. Są wydłużone wzdłuż osi ciała (szerokość stanowi około 3/4 dłu-

Łuska Ptychoceratodus *z Krasiejowa; w powiększeniu widać linie przyrostowe, grzbieciki, i że jest zbudowana z wąskich pasków izopedyny*

gości) i zróżnicowane wielkościowo, co wynika z wieku osobnika lub też miejsca na ciele, które pokrywały. Długość okazów waha się od 1,1 cm do 5,5 cm, szerokość od 0,5 cm do 4 cm, a czasem zdarzają się okazy dużo większe osiągające nawet 10 cm długości. U dzisiejszego *Neoceratodus* przy ogonie, na płetwach i na pokrywach skrzelowych łuski są małe, a reszta ciała jest pokryta większymi łuskami.

Często w tylnej części łuski ryby dwudysznej z Krasiejowa, dokładnie na środku krawędzi widoczne jest niewielkie wcięcie. Wcięcia tego nie ma na łuskach rogozęba, zamiast niego w tym samym miejscu znajduje się niewielkie wybrzuszenie. Na powierzchni najlepiej zachowanych łusek, w ich zewnętrznej części doskonale widoczne są pierścienie przyrostowe (od kilku do kilkunastu) rozchodzące się koncentrycznie od środka łuski. Wspomniane wyżej wcięcie powtarza się na każdym pierścieniu. Ponadto w części wewnętrznej łuski czasem widoczna jest duża liczba równoległych grzbiecików, które znajdowały się w części odsłoniętej spod sąsiednich łusek i służyły zapewne do przyczepu włókien kolagenowych pokrywających tę część łuski. Część odsłonięta stanowiła około 1/3 lub 2/5 części całej łuski.

Najbardziej zewnętrzna część łusek z Krasiejowa jest zbudowana z długich, bardzo wąskich pasków izopedyny (około 40 µm szerokości), promieniujących ze środka łuski i równoległych do siebie. Im bliżej wnętrza łuski, tym paski stają się mniej wyraźne, mieszają się ze sobą i rozdwajają, przez co w najbardziej wewnętrznych częściach łuski struktura przypomina bardziej sieć. Łuski mają grubość około 1 mm. W przeciwieństwie do łusek dewońskich przodków nie są pokryte dentyną z kanałami (kosminą).

Łuski z Krasiejowa budową zewnętrzną i strukturą niewiele różnią się od łusek żyjącego dziś *Neoceratodus*, również ich rozmiary są bardzo podobne. Tak duże podobieństwo wskazuje na to, że pokrywa ciała krasiejowskich ryb dwudysznych wyglądała bardzo podobnie jak u ich dzisiejszego australijskiego potomka.

Podsumowanie

Ryby dwudyszne przez ponad 400 milionów lat ewolucji doskonale przystosowały się do słodkowodnego trybu życia i odżywiania opancerzonymi bezkręgowcami. Porównanie anatomii ich dzisiejszego australijskiego reliktowego gatunku z danymi o szczątkach rybach dwudysznych z późnego triasu Krasiejowa wykazuje niezwykłe spowolnienie ewolucji, uzasadniające nazwanie *Neoceratodus forsteri* „żywą skamieniałością".

Znalezione w Krasiejowie płyty zębowe i łuski należą do gatunku z rodzaju *Ptychoceratodus* prawdopodobnie pokrewnego *Ptychoceratodus silesiacus* z młodszej o 20 milionów lat brekcji lisowskiej. Sugeruje to ciągłość kontynentalnego ekosystemu południowej Polski przez cały późny trias i jego pewną odrębność od zachodniego obrzeżenia Basenu Germańskiego. Potwierdzenie tej tezy wymaga dodatkowych znalezisk i badań. To dopiero początek drogi, zapoczątkowanej przez Ferdinanda Roemera, W. Voltza i innych badaczy w XIX wieku. Idąc ich śladami, penetrując dawne stanowiska oraz poszukując nowych, można odnaleźć wspaniałe skamieniałości, które uzupełnią luki wiedzy i rozwiążą wiele podstawowych problemów dotyczących nie tylko paleobiologii ryb dwudysznych.

Literatura

Agassiz, L. 1838. Du genre *Ceratodus. Recherches sur les Poissons Fossiles* 3, 129–136. Imprimerie de Petitpierre, Neuchatel.

Bemis, W.E. 1980. Paedomorphosis and the evolution of lungfishes (Dipnoi). *American Zoologist* 20, 757.

Bemis, W.E. 1984. Paedomorphosis and the evolution of the Dipnoi. *Paleobiology* 10, 293–307.

Bemis, W.E., Burggren, W.W. & Kemp, N.E. (eds) 1987. *The Biology and Evolution of Lungfishes* (Supplement 1 to Journal of Morphology 190). 373 pp. A.R. Liss, New York.

Borsuk-Białynicka, M., Maryańska, T. & Shishkin, M.A. 2003. New data on the age of the bone breccia from the locality Czatkowice 1 (Cracow Upland, Poland). *Acta Paleontologica Polonica* 48, 153–155.

Dzik, J. 2003. Krasiejów – u zarania ery dinozaurów. *Ewolucja* 1, 2–13.

Dzik, J. & Sulej, T. 2007. A review of the early Late Triassic Krasiejów biota from Silesia, Poland. *Palaeontologia Polonica* 64, 1–28.

Dzik, J., Niedźwiedzki, G. & Sulej, T. 2008. Zaskakujące uwieńczenie ery gadów ssakokształtnych. *Ewolucja* 3, 2–21.

Fitzinger, L.J.F.J. 1837. Vorläufinger Bericht über eine höchst interessante Entdeckung Dr. Natterer in Brasil. *Isis [Oken]* 30, 379–380.

Gorizdro-Kulczycka, Z. 1950. Dwudyszne ryby dewońskie Gór Świętokrzyskich. *Acta Geologica Polonica* 1, 53–105.

Gorzelak, P., Niedźwiedzki, G. & Skawina, A. 2009. Shell injuries of non-marine bivalves from the Late Triassic of Poland. *Lethaia* 43, 285–289.

Kapoor, B.G. & Khanna, B. 2004. *Ichthyology Handbook*. 1059 pp. Springer, Berlin.

Kemp, A. 1977. The pattern of toothplate formation in the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* Krefft. *Zoological Journal of the Linnean Society* 60, 223–258.

Kemp, A. 1996. Triassic lungfish from Gondwana. *In*: G. Arratia & G. Viohl (eds) *Mesozoic Fishes – Systematics and Paleoecology*, 409–416. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Kemp, A. 1998. Skull structure in post-Paleozoic lungfish. *Journal of Vertebrate Paleontology* 18, 43–63.

Kemp, A. 2001a. Consequences of traumatic injury in fossil and Recent dipnoan dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 13–23.

Kemp, A. 2001b. Petrodentine in derived dipnoan dentitions. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 422–437.

Kemp, A. & Barry, J.C. 2006. Prismatic dentine in the Australian lungfish *Neoceratodus forsteri* (Osteichthyes: Dipnoi). *Tissue and Cell* 38, 127–140.

Martin, M. 1980. Revision of *Ceratodus concinnus* Plieninger. *Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)*, 56, 1–15.

Martin, M. 1982. Nouvelles données sur la phylogénie et la systématique des dipneustes postpaléozoiques, conséquences stratigraphiques et paléogéographiques. *Geobios*, mémoire spécial 6, 53–64.

Martin, M. & Ingavat, R. 1982. First record of an Upper Triassic ceratodontid (*Dipnoi, Ceratodontiformes*) in Thailand and its paleogeographical significance. *Geobios*, 15, 111–114.

Martin, M., Sigogneau-Russel, D., Coupatez, P. & Wouters, G. 1981. Les Cératodontidés (Dipnoi) du Rhétien de Sait-Nicolas-De-Port (Muerthe-et-Moselle). *Geobios* 14, 773–791.

Owen, R. 1839. A new species of the genus *Lepidosiren*. *Proceedings of the Linnean Society of London* 1, 27–32.

Reisz, R.R. & Smith, M.M. 2001. Dental development in lungfish: a pattern conserved for 360 million years. *Nature* 411, 548.

Roemer, F. 1870. *Geologie vor Oberschlesien*. 587 pp. Nischkowsky, Breslau.

Rudzińska, J. 1988. *Ryby dwudyszne (Dipnoi) z triasowych wypełnień krasowych kamieniołomu Czatkowice koło Krakowa*. 44 pp. Niepublikowana praca magisterska, Uniwersytet Warszawski.

Schmidt, M. 1928. *Die Lebewelt unserer Trias*. 461 pp. Ferdinand Rau, Öhringen.

Schultze, H.P. 1981. Das Schädeldach eines ceratodontiden Lungenfisches aus der Trias Stüddeutschlands. (Dipnoi, Pisces). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie B (Geologie und Paläontologie)* 70, 1–31.

Schultze, H.P. & Kriwet, J. 1999. Die Fische der Germanischen Trias. *In*: N. Hauschke & V. Wilde (eds) *Trias – eine ganz andere Welt*, 239–250. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München.

Skrzycki, P. 2010. Late Triassic lungfishes from Krasiejów near Opole. *In*: D. Nowakowski (ed.) *Morphology and Systematics of Fossil Vertebrates*, 104–109. DN, Wrocław.

Volz, W. 1896. Neue Funde aus dem Muschelkalk Oberschlesiens. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 48, 976–981.

Vorobyeva, E.I. & Minikh, M.G. 1968. Opyt primienienia biometrii k izučeniyu zubnych plastinok ceratodontid. *Paleontologičeskiy Žurnal* 1968 (2), 217–227.

Ryby mięśniopłetwe we wczesnym dewonie Gór Świętokrzyskich

Marek Dec

Pochodzimy od ryb. Bowiem z ryb wywodzą się dewońskie płazy, a za nimi wszystkie późniejsze czworonogi. Kończyny czworonogów uformowały się z mocno umięśnionych płetw, którymi ryby (zwane mięśniopłetwymi – Sarcopterygii) posługiwały się przy przemieszczaniu po przybrzeżnych płyciznach i które służyły też do utrzymania równowagi w toni wodnej. Ryby te miały też płuca i stadium kijanki, o czym świadczy anatomia i przebieg rozwoju ich dzisiejszych słodkowodnych potomków – ryb dwudysznych. W bardziej zmienionej postaci dotrwała do dziś reliktowa linia innej gałęzi ryb mięśniopłetwych – ryb trzonopłetwych. Ich jedynym dzisiejszym przedstawicielem jest głębokowodna *Latimeria*. Wiedza o ewolucyjnych początkach ryb mięśniopłetwych ma istotne znaczenie dla określenie naszego miejsca w świecie żywym. Dobrze więc wiedzieć, że ważne źródło wiedzy o tym jest w Górach Świętokrzyskich niedaleko Daleszyc. W datowanych na wczesny dewon piaskowcach, eksploatowanych tam na tłuczeń drogowy, od dawna znajdowane są tam szczątki być może naszych rybich przodków w linii prostej.

Układ kontynentów we wczesnym dewonie i pozycja Gór Świętokrzyskich (na podstawie Niedźwiedzki et al. *2010, zmienione)*

Ewolucja ryb mięśniopłetwych

W późnym sylurze występują formy pierwszych mięśniopłetwych, których mozaikowa budowa nawiązuje do cech bardziej prymitywnych grup ryb. Przykładem może być odkryta w Chinach *Guiyu* czyli „ryba duch", Ma okrywę kostną czaszki podobną do ryb mięśniopłetwych, ale jej łuski pokryte są litą warstwą emalii (ganoiny) wskazując na pokrewieństwo z główną gałęzią rozwojową ryb kostnoszkieletowych. Obręcz piersiowa z kolcem przed nasadą płetwy czy występowanie kolca płetwowego przed płetwami grzbietowymi u *Guyiu* to nadzwyczaj prymitywne cechy wskazujące na jej bliskość do ryb chrzęstnoszkieletowych, z których zapewne się wywodzi. Jej mózgoczaszka, zbudowana z dwóch elementów połączonych ruchomym stawem śródczaszkowym, ma cechy znane tylko wśród ryb trzonopłetwych. *Guyiu* jest więc prawdziwym ewolucyjnym ogniwem wiążącym ryby mięśniopłetwe z kostnoszkieletowymi i chrzęstnoszkieletowymi.

Ryby mięśniopłetwe (Sarcopterygii) prócz budowy płetw wyróżnia wewnętrzna struktura (histologia) łusek. Ich dentynowa warstwa przebita jest rozbudowanym systemem kanałów, które otwierają się na powierzchni łusek porami (nazwana została kosminą dla odróżnienia od litej dentyny innych ryb). Ta złożona struktura łusek formowała się stopniowo. W łuskach *Meemania* z początku dewonu są warstwy szkliwa (ameloidu) charakterystyczne dla wczesnych promieniopłetwych wraz z typowym dla mięśniopłetwych systemem kanałów łączących butelkokształtne zagłębienia otwierające się porami. Mają one słabo rozwiniętą warstwę

kości unaczynionej i brak śladów resorpcji, która rozwinęła się u mięśniopłetwych nieco później w ewolucji niż system porowy. Swoista dla tych ryb struktura łusek formowała się więc stopniowo.

We wczesnym dewonie pojawiły się główne linie ewolucyjne ryb mięśniopłetwych, nieliczne przetrwały do dnia dzisiejszego (ryby dwudyszne i trzonopłetwe). Szczególnie interesujące są ich formy pierwotne pokrewne rodzajowi *Porolepis*, występujące jedynie w dewońskich osadach, których szczątki można znaleźć w Górach Świętokrzyskich.

Nozdrza tych zwierząt nie miały kanału otwierającego się wewnątrz pyska, co umożliwiło oddychanie powietrzem przy zamkniętym pysku bardziej zaawansowanym rybom mięśniopłetwym i płazom. Nozdrza takie są zwane wewnętrznymi. Ułatwiły one późniejszą ekspansję ryb na lądy. Ryby te miały już jednak podobne do najpierwotniejszych płazów zęby o silnie pofałdowanej zewnętrznej warstwie i jamie miękiszowej wypełnionej tkanką pośrednią między pozbawioną komórek (osteoblastów) dentyną a zawierającą je kością.

Były to ryby o krępej budowie ciała i pierwotnej dla ryb, asymetrycznej (epicerkalnej) płetwie ogonowej. Głowę miały krótką i szeroką, zakończoną zaokrąglonym pyskiem. Swoisty dla tych ryb był wzór dachu czaszki. Umięśnione trzony płetw piersiowych były stosunkowo długie, liściokształtne, o słabo rozwiniętych wolnych płatach. Ich szkielet wewnętrzny był dosyć wątły, o licznych członach (przynajmniej 10), z dużymi wyrostkami, połączony z przed- i zaosiowymi promieniami (lepidotrichiami). Taka budowa płetw (podobna jak u dwudysznych) pozwalała spoczywającej na dnie rybie unieść głowę w chwili chwytania ofiary. Płetwy brzuszne porolepidów były krótkie i zaokrąglone, a ich szkielet wewnętrzny był zbudowany z kilku członów z przedosiowymi promieniami, podobnie jak u innych mięśniopłetwych (pokrewnych *Osteolepis*). Płetwy grzbietowe, miedniczne i odbytowe są skupione blisko siebie wskazując, że podobnie jak dzisiejszy szczupak zdolne były do szybkich zrywów i przyspieszeń; jednocześnie mogły dobrze manewrować. Były to ryby drapieżne, które przypuszczalnie wykorzystywały dobrze rozwinięty system linii nabocznej do znajdowania ofiary. Porolepidy (przedstawiciele rodziny Porolepididae) znane są zarówno z osadów morskich jak słodkowodnych, natomiast pokrewne im holoptychidy (Holoptychiidae) były prawdopodobnie przywiązane do środowisk słodkowodnych i być może do lagunowych czy estuariowych.

Kladogram z zaznaczonymi udokumentowanymi zasięgami poszczególnych gałęzi paleozoicznych ryb mięśniopłetwych i form pokrewnych (wg Zhu et al. *2006)*

Skamieniałości z Podłazia

Stanowisko na Górze Podłazie znajduje się niedaleko Daleszyc w strefie kieleckiej trzonu paleozoicznego Gór Świętokrzyskich. Odsłonięcie jest nieczynnym od wielu lat kamieniołomem, w którym eksploatowano twarde piaskowce wykorzystywane jako tłuczeń pod budowę dróg. Jest to najbardziej znane i obecnie jedyne dostępne do badań miejsce występowania piaskowców plakodermowych (nazwa od rzekomego występowania w nich ryb Placodermi, w rzeczywistości to płyty kostne bezszczękowców). Jego wiek określa się na ems (ok. 407–397,5 mln

Rekonstrukcja późnosylurskiej ryby Guyiu oneiros *z południowych Chin, regiony ciała zaznaczone na szaro pozostają nieznane (wg Zhu* et al. *2006, zmienione)*

Przednia część pyska Porolepis *zachowana w postaci próżni w skale i jej rekonstrukcja wykonana na podstawie odlewów przez Juliana Kulczyckiego*

lat). Podstawą datowania jest znalezisko zaawansowanego ewolucyjnie bezszczękowca *Rhinopteraspis sanctacrucensis* i występowanie piaskowców poniżej formacji wapiennych zawierających konodonty.

Rekonstrukcja prawej kapsuły nosowej Porolepis, *widok od strony grzbietowej (wg Kulczycki 1960)*

Skamieniałości w Podłaziu mają postać pustek w twardych piaskowcach kwarcytycznych, w większości wtórnie wypełnionych substancją ilastą. Taki stan zachowania jest wynikiem rozpuszczenia kości wskutek działania roztworów migrujących przez skałę po jej konsolidacji. Pomimo braku tkanki kostnej, odciski i pustki ukazują doskonałe odwzorowanie budowy anatomicznej, takiej jak odciski mięśni, nerwów czy struktury urzeźbienia, takiej chociażby jak bardzo drobne pory w kościach pokrywowych czy łuskach ryb. Często jest możliwe odróżnienie granicy pomiędzy częściami wcześniej zajętymi przez chrząstkę i przez kość. Bardzo rzadko zachowuje się pierwotna kość. Skamieniałości tworzą w Podłaziu masowe nagromadzenia i pustki mogą stanowić ponad połowę objętości skały. Szczątki były najczęściej połamane przed depozycją w osadzie (piasku), a wielkość poszczególnych ułamków zwykle nie przekracza 10 cm. W zasadzie jedynymi kompletnie zachowanymi elementami są łuski i zęby ryb kostnoszkieletowych.

Preparacja takiego materiału wymaga usunięcia iłu wypełniającego pustki. Po oczyszczeniu możliwe jest wykonanie silikonowych odlewów, które odzwierciedlają pierwotny trójwymiarowy kształt kości, czy łusek.

W piaskowcach plakodermowych z Podłazia są jedynie kości kręgowców. Oprócz mięśniopłetwych znajduje się tarcze bezszczękowców (psammosteidów i pteraspidów), ryb pancernych (plakodermów) i akantodów. Nie ma jakichkolwiek szczątków bezkręgowców, mimo iż znane są ich wystąpienia z innych odsłonięć tej formacji skalnej, m.in. z okolic Bielin czy góry Domaniówka.

Mięśniopłetwe z Podłazia

Najlepiej poznanymi przedstawicielami tych ryb jest wczesnodewońska *Porolepis*, od której cała grupa wzięła nazwę. Pierwsze znaleziska typowego gatunku tego rodzaju, *Porolepis posnanensis*, to łuski z dewońskiego polodowcowego głazu narzutowego znalezionego w okolicach Międzyrzecza i opisane przez nauczyciela miejscowego niemieckiego gimnazjum Gustava H. Kade w 1858. Arthur S. Woodward uznał w 1898 roku, że łuski nazwane *Gyroptychius posnaniensis* i *Glyrolepis posnaniensis* należą do jednego gatunku, dla którego wprowadził nową nazwę rodzajową *Porolepis*. Narzut-

niaki przywleczone zostały przez lądolód ostatniego zlodowacenia Wisły najprawdopodobniej z dna Bałtyku. Dziś w regionie bałtyckim nie ma odsłonięć warstw dolnego dewonu ze skamieniałościami ryb. Łuski *Porolepis* są jednak znajdowane w wierceniach na Litwie (warstwy Staniškiai) i Łotwie. Nie wykluczone, że i w dnie Bałtyku w epoce lodowcowej były wychodnie dolnego dewonu. Oryginalny materiał z Międzyrzecza już zapewne nie istnieje a litograficzne ilustracje w dziele Gustawa Kade są mało precyzyjne. Nie pozostaje więc nic innego jak, w trosce o stabilność nomenklatury, uznać, że stosunkowo liczne szczątki zostały znalezione w Podłaziu i opisane przez Juliana Kulczyckiego w 1960 roku jako *Porolepis* ex grege *posnaniensis* należą rzeczywiście nie tylko do tej samej grupy gatunków, ale wręcz do tego samego gatunku. Góry Świętokrzyskie we wczesnym dewonie położone były wraz z regionem bałtyckim na szelfie tego samego kontynentu Old Redu. Można więc przyjąć, że bałtyckie i świętokrzyskie populacje *Porolepis* mogły się krzyżować.

Kształt i urzeźbienie łusek jest zmienne zarówno w materiale z głazu narzutowego, jak i w Podłaziu. W materiale z Podłazia część łusek jest podobna do łusek innych gatunków z rodzaju *Porolepis*, natomiast niektóre bardzo przypominają łuski *Heimenia ensis* z pogranicza wczesnego i późnego dewonu Spitsbergenu. Najbardziej rzucającą się swoistą cechą *Heimenia* jest występowanie wolnych guzków dentynowych w przedniej części łuski. U *Heimenia* występują także łuski, które są w większej części pozbawione porów. Reprezentują więc pośredni stan ewolucji pomiędzy łuskami *Porolepis* a łuskami holoptychiidów. Według rekonstrukcji przedstawionej w 1969 roku przez znakomitego norweskiego badacza histologii pierwotnych ryb Tora Ørviga (1916–1994) rozmieszczenie łusek na ciele *Heimenia* było następujące: tuż za głową znajdują się rombowe łuski z porami (kosminowe), przesuwając się bliżej ogona porowatość ulegała redukcji z przedniej strony (tam gdzie znajdują się żebra) a na przedpolu powierzchni eksponowanej pojawiały się wolne guzki dentynowe, wykształcone w identyczny sposób jak u holoptychidów. Prawdopodobnie już przy ogonie znajdowały się łuski całkowicie pozbawione porów. Rekonstrukcja ta oparta jest na izolowanych łuskach i trzeba poczekać na znaleziska kompletnych szkieletów, by ją potwierdzić. Prawdopodobnie również materiał z Podłazia wykazuje tego typu zmienność łusek.

Lateksowe odlewy łusek Porolepis z *Podłazia*

Wiedza o *Porolepis* z Podłazia nie opiera się tylko o znaleziska pojedynczych łusek oraz zębów. Bardziej spektakularne są, zebrane i opisane przez Juliana Kulczyckiego, trójwymiarowe próżnie w piaskowcu pozostałe po rozpuszczonych kościach czaszki. Naturalne odlewy jam nosowych dały bezpośredni wgląd w ich budowę umożliwiając

Reprodukcja litograficznych ilustracji łusek nazwanych Gyroptychius posnaniensis *i* Gyrolepis posnaniensis*przez Gustava Kade (1858); głaz narzutowy z okolic Międzyrzecza*

Okaz łuski Porolepis *z Podłazia z fosforanową tkanką zamienioną w minerał ilasty i widocznymi w niej porami*

Hipotetyczny przebieg naczyń krwionośnych i nerwów w pysku Porolepis *(wg Kulczycki 1960)*

rozpoznanie położenia kanałów, w których biegły nerwy i naczynia krwionośne. Dzięki odlewom wnętrza próżni możliwe było odtworzenie szczegółów morfologii kości. Szczególnie istotne dla określenia pozycji ewolucyjnej tych ryb były odlewy przedniej części pyska (*ethmosphenoideum*), wraz z kapsułami nosowymi, oraz fragment żuchwy mierzącej około 15 cm. Żuchwa ta należała do osobnika mierzącego ponad 2 m długości i jest to największy okaz ryby z tej grupy na świecie.

Publikacja Juliana Kulczyckiego była jednym z najpoważniejszych osiągnięć polskiej paleontologii lat pięćdziesiątych ubiegłego wieku. Stanowisko Podłazie nie było później intensywnie eksploatowane, choć można domniemywać, ze warstwy tam odsłonięte skrywają dane, które mogłyby pomoc w rozwikłaniu niejednej zagadki dotyczącej wczesnej ewolucji kręgowców.

Literatura

Ahlberg, P.E. 1989. Paired fin skeletons and relationships of the fossil group Porolepiformes (Osteichthyes: Sarcopterygii). *Zoological Journal of the Linnean Society* 96, 119–66.

Ahlberg, P.E. 1991. A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes. *Zoological Journal of the Linnean Society* 103, 241–87.

Ahlberg, P.E. 1992. The palaeoecology and evolutionary history of the porolepiform sarcopterygians. *In*: E. Mark-Kurik (ed.) *Fossil Fishes as Living Animals.* 71–90. Academy of Sciences of Estonia, Tallinn.

Clément G. 2001. Evidence of lack of choana in the Porolepiformes. *Journal of Vertebrate Paleontology* 21, 795–802.

Kade, G. 1858. Ueber die devonischen Fischreste eines Diluvialblockes. *Programm der Königlichen Realschule zu Meseritz* 1858, 1–24.

Kulczycki, J. 1960. *Porolepis* (Crossopterygii) from the Lower Devonian of the Holy Cross Mountains. *Acta Palaeontologica Polonica* 5, 65–103.

Szrek, P. 2003 Nowe dane na temat fauny kręgowców w „piaskowcach plakodermowych" z rejonu Daleszyc (Góry Świętokrzyskie). *Przegląd Geologiczny* 51, 409–411.

Denison, R. H. 1968. Early Devonian lungfishes from Wyoming, Utah and Idaho. *Fieldiana, Geology* 17, 353–413,

Niedźwiedzki, G., Szrek, P., Narkiewicz, K., Narkiewicz, M. & Ahlberg, P. 2010. Tetrapod trackways from the early Middle Devonian period of Poland. *Nature* 463, 43–48.

Ørvig, T. 1969. Vertebrates from the Wood Bay Group and the position of the Emsian–Eifelian boundary in the Devonian of Vestspitsbergen. *Lethaia* 2, 273–328.

Vorobyeva, E. I. 1963. O kistiepierych rybach roda *Porolepis* iz devona SSSR. *Paleontologičeskij Žurnal* 1963 (2), 83–92.

Zhu, M., Yu, X.B. & Janvier, P. 1999. A primitive fossil fish sheds light on the origin of bony fishes. *Nature* 397, 607–610.

Zhu, M., Yu, X.B., Wang, W., Zhao, W.J. & Jia, L.T. 2006. A primitive fish provides key characters bearing on deep osteichthyan phylogeny. *Nature* 441, 77–80.

Zhu, M., Zhao, W.J., Jia, L.T., Lu, J., Qiao, T. & Qu, Q.M. 2009. The oldest articulated osteichthyan reveals mosaic gnathostome characters. *Nature* 458, 469–474.

Yu, X., Zhu, M., & Zhao, W. 2010. The origin and diversification of osteichthyans and sarcopterygians: rare Chinese fossil findings advance research on key issues of evolution. *Paleoichthyology* 24, 71–75.

Władimir Prochorowicz Amalicki – życie dla sprawy

(w 150. rocznicę urodzin)

Siergiej W. Pietuchow

13 lipca 2010 upłynęło 150 lat od dnia urodzin Władimira Prochorowicza Amalickiego, wybitnego rosyjskiego uczonego, geologa i paleontologa, doktora habilitowanego mineralogii i geognozji, zasłużonego profesora zwyczajnego Cesarskiego Uniwersytetu Warszawskiego i Warszawskiego Instytutu Politechnicznego. Osiągnięcia naukowe Amalickiego miały istotne znaczenie dla różnych dziedzin przyrodoznawstwa – geologii, paleogeografii czy paleontologii, a jego odkrycia paleontologiczne okazały się kamieniami milowymi w rozpoznaniu górnego permu Rosji. On to bowiem w pstrych kontynentalnych osadach późnego permu, długo uważanych za paleontologicznie nieme, odkrył szczątki małżów, zbadał je i na podstawie tego, jako pierwszy uzasadnił późnopermski wiek dolnej części „piętra pstrych margli" we wschodniej Europie. Następnie w górnopermskich skałach nad Pół- nocną Dźwiną znalazł szczątki czworonożnych kręgowców typu gondwańskiego, co spotkało się z głośnym odzewem ze strony międzynarodowej społeczności naukowej ale, co ciekawe, negatywnym przyjęciem wykopalisk wśród miejscowej ludności. Odkrycie to pozwoliło na powiązanie w jedność nagromadzonych do owych czasów oddzielnych obserwacji dowodzących istnienia powiązań między Platformą Wschodnioeuropejską a południowymi kontynentami wchodzącymi w skład Gondwany w epoce późnego permu. Co jest szeroko dyskutowane do dziś.

Niewielu pamięta, że z bezpośrednim udziałem Władimira Amalickiego jako przewodniczącego Komisji do Urządzenia Uczelni Wyższych Rosji w latach 1906–1908 zostały zorganizowane i otwarte Cesarski Uniwersytet Mikołajowski w Saratowie (obecnie Saratowski Uniwersytet Państwowy im. N.G. Czernyszewskiego) i Doński Instytut Politechniczny w Nowoczerkasku (dziś Południowo-Rosyjski Techniczny Uniwersytet Państwowy). Zaś w 1917 roku w Niżnym Nowgorodzie na bazie Warszawskiego Instytutu Politechnicznego powstał Niżegorodzki Instytut Politechniczny (obecnie Niżegorodzki Państwowy Uniwersytet Techniczny im. R.E. Aleksejewa), którego Amalicki był pierwszym dyrektorem. Świadectwami literaturowymi o tej postaci są ledwie krótkie artykuły (Amalicka 1925; Edemski 1931; Borissiak 1936; Efremov 1948, 1960, 1962), nekrologi (Karpiński 1918; Tichonowicz 1918; Żandr 1919; Woodward 1918) i zwięzłe encyklopedyczne notatki (Efron 1890; Rożdestwienski 1970), z których większość to niemal bibliograficzne cymelia. Wypada więc odświeżyć pamięć szerokiej publiczności o najważniejszych aspektach życia i pracy Władimira Amalickiego.

Pochodzenie

Władimir Prochorowicz Amalicki urodził się 1 lipca 1859 roku (według niektórych źródeł w 1860 r.; wszystkie daty przed 1918 r. podane są według starego stylu) w majątku Staryki powiatu żytomierskiego na Wołyniu (obecnie rejon korosteński obwodu żytomierskiego na Ukrainie) w rodzinie szlacheckiej. Jego rodzice, Prochor Gerasimowicz Amalicki i Elizawieta Wasiliewna (z domu Połubińska, urodzona około 1826 roku), którzy pobrali się 19 stycznia 1847 roku, byli mieszkańcami miasta Mścisław guberni mohylewskiej (obecnie Białoruś). W miesiąc po ślubie rodzice przenieśli się do Żytomierza, gdzie ojciec pracował jako urzędnik Ministerstwa Dóbr Państwowych.

Prochor G. Amalicki należał do starożytnego szlacheckiego rodu Malickich [herbu

Tłumaczenie artykułu Władimir Prochorowicz Amalicki j – żiźń w służenii *opublikowanego w materiałach konferencji* Paleontologija i stratigrafija permi i triasa severnoj Evrazii *poświęconej 150-leciu urodzin W.P. Amalickiego, która odbyła się w Moskwie w dniach 22–23 listopada 2010 roku (z późniejszymi uzupełnieniami autora i niewielkimi skrótami)*

Junosza]. Nazwisko najwidoczniej pierwotnie brzmiało „Malicki”, skoro pod jednym z dokumentów rodziny Połubińskich jest podpis dziadka Władimira: „Gierasim Malicki”. Amalicki – to prawdopodobnie późniejsza forma wynikła z przyłączenia Polski do imperium rosyjskiego i utworzenia rosyjskiego spisu rodzin szlacheckich. Prochor Amalicki wcześnie stracił ojca, a jego matka Matriona (z domu Kutorga) ponownie wyszła za mąż dając mu ojczyma o nazwisku Żyrkiewicz.

Władimir P. Amalicki (1859–1917), profesor zwyczajny geologii Uniwersytetu Warszawskiego w latach 1890–1915 i dyrektor Politechniki Warszawskiej w latach 1908–1916

Matka Władimira, Elizawieta, pochodziła ze zubożałej gałęzi kniaziowskiej rodziny Połubińskich (herbu [własnego:] Jastrzębiec [na piersi orła]); wśród ich przodków, według dzisiejszych genealogów (Karpiński 1986–2010), wymieniani są rosyjscy Rurykowicze i litewscy Giediminowicze. Już w XVIII w. Połubińscy nie używali tytułu kniaziowskiego. Jeden z antenatów w drugiej połowie XVII wieku „odziedziczył w spadku zgodnie z prawem naturalnym majątek po ojcu, marnotrawstwem i sprzedażą stracił znaczną jego część, innej pozbawił go sąd, a majątek, znajdujący się w Polsce, popadł w zastaw” (Karpiński 1986–2010). Niemniej trzeba zauważyć, że przodkowie Amalickiego po kądzieli przez prawie trzysta lat byli posesjonatami, politykami i wojewodami Rzeczypospolitej, często blisko królewskiego tronu. Ciekawostką jest, że kniaź Aleksander Hilary Połubiński (zmarły w 1679 roku) jako marszałek wielki litewski podczas kryzysu władzy królewskiej w końcu lat sześćdziesiątych XVII wieku „był zwolennikiem frakcji promoskiewskiej i popierał kandydaturę rosyjskiego cara Aleksieja Michajłowicza (Romanowa – SP) na polski tron (Karpiński 1986–2010).

Anna P. Amalicka (1868–1939), małżonka i współpracowniczka Władimira P. Amalickiego

Małżonkom Amalickim urodziło się czterech synów: Wasyl w 1848 r., Anton w 1849 r., Hilarion w 1857 r. i Władimir jako najmłodszy. Ojciec zmarł trzy lata po jego urodzeniu. Matka pozostała z dziećmi na ręku i musiała wrócić do krewnych w Mścisławie, gdzie nabyła dom z sadem i polem. W tym mieście Władimir Amalicki spędził najlepsze lata dzieciństwa. Jego wychowaniem i edukacją zajmowała się matka, która ukończyła kursy naukowe w petersburskim instytucie panien szlacheckich; dorastał całkowicie pod jej wpływem. Kiedy syn miał 9 lat, matka, mając na względzie jego dalszą edukację, wysłała go do Petersburga do swego bezżennego młodszego brata Porfirego Wasiliewicza Połubińskiego, lekarza Ministerstwa Wojny, radcy nadwornego. Władimir został przyjęty od razu do trzeciej klasy II Petersburskiego Gimnazjum Klasycznego a następnie przeniósł się do III Gimnazjum, które ukończył po siedmiu latach, uzyskawszy świadectwo dojrzałości 1 września 1879 roku.

O starszym bracie Władimira, Wasylu, nie wiadomo niczego. Drugi brat, Anton, ukończył również III Gimnazjum, od 1872 roku był urzędnikiem państwowym i mieszkał w Warszawie, gdzie został członkiem warszawskiej izby sądowej a od 1903 roku rzeczywistym radcą stanu wyróżnionym licznymi nagrodami państwowymi. Trzeci brat, Hilarion, ukończył Nikołajewski Instytut Sierocy w Gatczynie, służył jako kancelista w Komisji do spraw organizacji koszar wyższych uczelni przy Ministerstwie Wojny; mieszkał w Petersburgu.

Również dalsza rodzina była rozległa, bo matka Władimira Amalickiego miała pięcioro rodzeństwa: brata Josifa (1812–1886; radca stanu, służył jako starszy rewident w Komisji Rewizyjnej urzędu Kontroli Państwowej), siostrę Ewdokię (1821–1888; po mężu Prachowa) oraz braci Piotra (ur.1822; radca nadworny, służył jako rewizor w Głównej Intendenturze Ministerstwa Wojny), Aleksieja (ur. 1827; radca tytularny, asesor kolegialny, służył w kancelarii Departamentu Artylerii) i Porfirego (ur. 1832; zakończył służbę jako rzeczywisty radca stanu) (Karpiński 1986–2010). Kiedy Władimir przebywał w Petersburgu, mieszkali tam też wszyscy bliscy krewni matki, prócz młodszego brata Aleksieja, który prawdopodobnie został w Mścisławie. Również starsza siostra wcześnie owdowiała a wszyscy Połubińscy aktywnie uczestniczyli w losach dzieci swoich sióstr.

Zachowały się interesujące wspomnienia ciotecznego brata Amalickiego, artysty i historyka sztuki rosyjskiej, Nikołaja Adrianowicza Prachowa (1873–1957): „U babci mojej – Ewdokii Wasiljewny Prachowej – [...] wcześnie owdowiałej – i brata jej Josifa Wasiljewicza Połubińskiego, emeryta pomagającego postawić na nogi jej liczną rodzinę (sześcioro własnych dzieci i czterech siostrzeńców – oczywiście braci Amalickich – SP), zbierali się na święta według białoruskiego obyczaju, słyszało się białoruską

i ukraińską mowę i pieśni [...] Rodzina była duża i przyjazna. Żyli skromnie za emerytury i ciężko zarobione pieniądze młodzieży, pomagając sobie wzajemnie w zajęciach" (Prachow 1958). W takich sprzyjających okolicznościach upłynęły młodzieńcze lata Władimira, ocienione śmiercią matki w 1876 roku.

Z kuzynami Mścisławem Wiktorowiczem Prachowem (1840–1879) (uczony filolog, profesor, poeta) i Adrianem W. Prachowem (1846–1916) (habilitowany historyk sztuki, archeolog, profesor i krytyk sztuki) przyjaźnił się malarz Ilja Repin (1844–1930), który w czasach studenckich często bywał u nich w gościnie. Władimir Amalicki posiadał jego akwarelę z 1865 roku *Wieczór w domu Prachowów i Połubińskich* (obecne miejsce przechowywania obrazu nieznane – SP). Z inną akwarelą Repina, portretem „młodzieńca w kobiecym stroju ukraińskim" (Grabar 1937, p. 145), datowanym na 1867 rok, powiązana jest zagadkowa historia. „I.E. Grabar pomylił się w określeniu stroju – był nie ukraiński, lecz białoruski, a chłopiec – cioteczny brat mojego wuja Władimira Prochorowicza Amalickiego, później znanego paleontologa, który zasłynął, wraz z żoną, odkryciem nad Północną Dźwiną całego cmentarzyska prehistorycznych zwierząt, z których niektóre były zupełnie nieznane, inne zaś znane tylko z przypadkowych znalezisk pojedynczych kości. Tam znalezione zostały w całości. W czasach, gdy Repin malował akwarelowy portret, Amalicki był młodym studentem przyrodoznawstwa, o delikatnej różowej twarzy i cienkiej dziewczęcej skórze. Jego pojawienie się w tym ubiorze, bez makijażu, na jakimś publicznym balu maskowym zakończyło się szybką ucieczką kuchennymi schodami: trzeba było uciekać przed zbyt natarczywymi zalotami jakiegoś uniwersyteckiego oficjela, ku uciesze obecnych na maskaradzie kolegów studentów delikatnie całującego rączki uroczej maski i przekonującego ją, by pojechała z nim na obiad do jednej z eleganckich restauracji. Zapewnie takie zabawne zdarzenie dało pomysł Ilji Jefimowiczowi, by namalować tę akwarelę" (Prachov 1958). Władimir Amalicki nie mógł pozować do tego obrazu, w 1867 roku był bowiem siedmioletnim dzieckiem i mieszkał z matką w Mścisławie, ale to raczej starszy brat Wasyl, któremu minęło wtedy już 19 lat, lub osiemnastoletni Anton, mogli już być

Władimir P. Amalicki (siedzi, drugi od lewej) wraz z pracownikami katedry geologii Wydziału Fizyczno-Matematycznego Uniwersytetu Petersburskiego (profesor Aleksandr A. Inostrancew siedzi pośrodku)

studentami i pozować w takim charakterze. W przeciwnym razie trzeba by przyjąć zbyt wiele założeń i zmienić datę wykonania akwareli o co najmniej 10 lat, gdy Amalicki studiował już w starszych klasach gimnazjum, lub jeszcze później, gdy został studentem. Na to detektywistyczne pytanie powinni w przyszłości odpowiedzieć historycy sztuki i badacze twórczości Ilji E. Repina.

Wykształcenie

W roku 1879 Władimir Amalicki ukończył gimnazjum i został zaliczony w poczet studentów kierunku przyrodniczego wydziału matematyczno-fizycznego Cesarskiego Uniwersytetu Petersburskiego. W czasie studiów zainteresował się naukami geologicznymi. W wyborze tym rozstrzygające znaczenie miało pokrewieństwo po mieczu z rodziną Kutorgów. Babcia Matriona była przecież bliską krewną wybitnych rosyjskich uczonych, obywateli Mścisława – znakomitego przyrodnika, profesora Stiepana S. Kutorgi (1805–1861) i historyka starożytności, profesora Michaiła S. Kutorgi (1809–1886). Władimir Amalicki babki swojej nigdy nie widział, zmarła następnego dnia po ślubie jego rodziców w 1847 roku. O jej pokrewieństwie z geologiem Michaiłem S. Kutorgą pośrednio świadczy fakt, że brał on udział w chrzcie Borysa W. Prachowa, syna E.W. Prachowej (Połubińskiej) – starszej siostry matki Władimira: „1848 roku 27 lipca o 10 rano urodził się u Prachowa syn Borys. Przyjmującymi byli Michaił Siemionowicz Kutorga i Anna Fiodorowna Połubińska. Chrzcił katedralny arcykapłan Twiordyj" (Karpiński 1986–2010).

Nauczycielami Władimira Amalickiego na niwie geologii byli znakomici uczeni-geolodzy, profesor Wasilij W. Dokuczajew (1846–1903) i profesor Aleksander A. Inostrancew (1843–1919). Pierwszy z nich ob-

Wykopaliska W.P. Amalickiego w Sokołkach (rok 1899)

darzył zaufaniem Amalickiego już na trzecim roku, dopuszczając do zajęć z krystalografii w Gabinecie Geologicznym, co w tym czasie było zjawiskiem niezwykłym a drugi z profesorów takich odstępstw od zwyczaju nie akceptował. Inostrancew w swojej autobiografii, napisanej niedługo przed śmiercią, ostro wyraził swój stosunek do czegoś takiego: „szczególnie nieprzyjemnie było mieć do czynienia z „niedowarzeńcami", jak ich w myśli nazywałem, tzn. ze studentami pierwszych dwóch lat, przychodzącymi do mnie z prośbą o dopuszczenie ich do zajęć w Gabinecie. Studenci ci przynosili niekiedy kolekcje, zebrane lub nabyte przez nich, i prosili o identyfikację. Trzeba ich było odprawiać, po udowodnieniu im, że do studiów geologii niezbędne jest wstępne zapoznanie się z całym cyklem tych nauk, które są wykładane przed czwartym rokiem [...] Do specjalnych prac przychodziło ich zapraszać tylko wtedy, gdy dojdą do czwartego roku i zdadzą niezbędne egzaminy" (Inostrancew 1998).

Kariera naukowa

W 1883 roku Władimir Amalicki obronił pracę dyplomową (kandydacką) *Analiza chemiczna granitów południoworosyjskich i* zaproponowano mu pozostanie na uniwersytecie. Od 19 września 1883 roku do 3 października roku 1886 był profesorem stypendystą. Uniwersytecka pensja byłą katastrofalnie niska i za protekcją brata Hilariona od 17 listopada 1883 roku Władimir Amalicki wstąpił równocześnie na służbę w Kancelarii Ministerstwa Wojny jako pomocnik zarządcy komisji ds. koszar z zatwierdzeniem rangi kolegialnego sekretarza. W tym samym czasie otrzymał zaproszenie od Dokuczajewa do udziału w ekspedycji dla oceny ziem guberni niżegorodzkiej. Wziął w tym przedsięwzięciu udział sławny oczony i filozof Władimir I. Wiernadskij (1863–1945), który wspominał pomoc ze strony Amalickiego w swoich dziennikach. Amalicki przez kilka lat współpracował z wieloma młodymi i utalentowanymi absolwentami Uniwersytetu ze swojego rocznika.

Oto tylko niektórzy z nich: Pietr F. Barakow (1858–1919) – jeden z pierwszych organizatorów doświadczalnictwa rolnego w Rosji, profesor Puławskiego (Nowoaleksandryjskiego) Instytutu Rolnictwa i Leśnictwa; za zasługi w badaniach klimatu Rosji wybrano go na członka korespondenta Cesarskiej Akademii Nauk i nagrodzono wielkim srebrnym medalem Cesarskiego Rosyjskiego Towarzystwa Geograficznego.

Nikołaj N. Burmaczewski – geolog, pedolog i prawdopodobnie kompozytor.

Piotr A. Ziemiatczeński (1856–1942) – geolog i pedolog, jeden z twórców gruntoznawstwa, profesor Uniwersytetu Petersburskiego, członek Akademii Nauk ZSRR (od 1928), organizator i pierwszy dyrektor Państwowego Instytutu Ceramiki.

Franz J. Levinson-Lessing (1861–1939) – geolog-encyklopedysta, twórca rosyjskiej szkoły petrografii, profesor i rektor Petersburskiego Instytutu Politechnicznego im. Piotra Wielkiego, członek korespondent Cesarskiej Akademii Nauk (od 1914), członek rzeczywisty AN ZSRR (od 1925).

Nikołaj M. Sibircew (1860–1900) – geolog, pedolog, autor pierwszego podręcznika pedologii genetycznej, profesor i kierownik Katedry Gleboznawstwa Puławskiego Instytutu Rolnictwa i Leśnictwa.

Albert R. Ferchmin (1858–1905) – geolog, pedolog, urzędnik Ministerstwa Rolnictwa.

Amalicki zajmował się badaniami geologicznymi w powiecie gorbatowskim i już 5 maja 1884 roku na posiedzeniu wydziału geologii i mineralogii Petersburskiego Towarzystwa Przyrodników przy Uniwersytecie dał wykład o geologii tego powiatu. Na tym samym posiedzeniu A.A. Inostrancew, W.I. Meller, W.W. Dokuczajew i Paweł N. Wenjukow (1856–1916) rekomendowali go na czynnego członka Towarzystwa, a 9 maja na walnym zgromadzeniu został nim wybrany.

Władimir P. Amalicki podczas pracy w swej preparatorni na Uniwersytecie Warszawskim

Trudno było pogodzić rozwijającą się karierę naukową z pracą urzędniczą i 16 czerwca 1885 roku Władimir Amalicki na własne żądanie opuścił ministerialną komisję. Wyszła wówczas drukiem jego pierwsza monografia *Powiat Gorbatowski*, w której szczegółowo rozpatrzona została oro- i hydrografia, budowa geologiczna, paleontologia, złoża, gleby i roślinność powiatu (Amalicki 1885). Latem tego roku Towarzystwo wysłało Amalickiego do guberni niżegorodzkiej w celu określenia relacji stratygraficznych „piętra pstrych margli" i permskich wapieni. Prowadził badania geologiczne w basenach rzek Piany, Teszy, Oki, Wołgi i odkrył w górnopermskiej formacji pstrej, uważanej za praktycznie niemą, liczne szczątki małżów (Dokuczajew 1886). Odkrycie to ostatecznie określiło dalszą karierę naukową i zakres zainteresowań naukowych Amalickiego. W odróżnieniu od większości uczestników ekspedycji do oceny ziem guberni

Zbiory Amalickiego w katedrze geologii Uniwersytetu Warszawskiego (Lankester 1906, fig. 156)

niżegorodzkiej – późniejszych badaczy gleb kontynuujących drogę W.W. Dokuczajewa – wybrał ścieżkę kariery geologa i paleontologa, poświęcając się całkowicie badaniom osadów permu Rosji i szczątków organizmów okresu permskiego.

3 października 1886 roku Władimir Amalicki objął stanowisko konserwatora Gabinetu Geologicznego na Uniwersytecie Petersburskim i wiele uczynił, by doprowadzić do porządku zbiory muzealne. W tym samym roku opublikowana została jego druga duża praca *Systemy karbonu i permu Guberni Niżegorodzkiej* (Amalicki 1886). W skróconej postaci praca ta posłużyła jako jego praca doktorska (magisterska, według ówczesnej terminologii) *Osady systemu permskiego basenu Oksko-Wołżańskiego*, którą Amalicki obronił 14 grudnia 1887 r. W dysertacji przeprowadził korelację permskich odsłonięć guberni; dał ich porównanie z utworami permu innych regionów kraju i z cechsztynem Niemiec; po raz pierwszy też przedstawił schemat podziału stratygraficznego osadów permu Rosji, które zostały podzielone na oddziały i piętra, oraz dał szczegółowy wykaz bezkręgowców permu w odniesieniu do pięter systemu permskiego Rosji i cechsztynu Niemiec (Amalicki 1887).

Praca na uniwersytecie najwidoczniej nie przynosiła dostatecznych dochodów, skoro 2 czerwca 1887 roku Władimir Amalicki rozpoczął służbę jako pomocnik zarządcy w Departamencie Medycznym Ministerstwa Spraw Wewnętrznych, pozostając konserwatorem muzeum uniwersyteckiego. 28 lipca następnego roku uzyskał rangę radcy tytularnego.

Od 6 maja 1889 r. Władimir Amalicki był już prywatnym docentem i wykładał paleontologię na Uniwersytecie. Obok działalności dydaktycznej zajmował się w tym czasie badaniami permu guberni Niżegorodzkiej i Wołogodzkiej dzięki środkom przekazanym przez Petersburskie Towarzystwo Przyrodników (na dwa sezony badań terenowych 1889–1890 przydzielono 600 rubli). Od 28 grudnia 1889 do 7 stycznia 1890 w Petersburgu odbywał się VIII Zjazd Rosyjskich Przyrodników i Lekarzy. Amalicki uczestniczył w Zjeździe; na posiedzeniach sekcji geologii i mineralogii 30 grudnia i 5 stycznia miał wystąpienia, w których przedstawił wyniki badań paleoekologicznych i morfologicznych nad późnopermskimi małżami basenu Oksko-Wołżańskiego (Amalicki 1890a, b).

Cesarski Uniwersytet Warszawski

W 1890 roku Władimir Amalicki ożenił się. Anna Pietrowna Amalicka była o 8 lat młodsza od męża. Urodziła się 13 listopada 1868 roku w Pawłowsku w guberni petersburskiej; po ukończeniu prywatnego gimnazjum dla dziewcząt Łosiewej-Tedda kształciła się w szkole malarstwa Towarzystwa Zachęty Sztuk Pięknych w Petersburgu; w 1888 roku wstąpiła na wydział literatury obcej Bestużewskich Kursów Wyższych, ale nie ukończyła ich, bo wyszła za mąż i przeniosła się z mężem do Warszawy. Anna od pierwszych dni małżeństwa włączyła się w prace Władimira, pomagała mu w nadaniu odpowiedniej graficznej formy i tłumaczeniu artykułów i monografii, a później została jego niestrudzonym pomocnikiem w zbiorach terenowych (Prawosławlew 1940).

Wyrazem uznania naukowych osiągnięć Amalickiego w geologii i paleontologii było powołanie go 10 sierpnia 1890 roku na stanowisko profesora nadzwyczajnego Katedry Geologii Cesarskiego Uniwersytetu Warszawskiego, gdzie przyszło mu niemal od zera organizować Gabinet Geologiczny. „W.P. Amalicki wyróżniał się niespożytą energią. Jako przykład można przytoczyć tę okoliczność, że kiedy otrzymał katedrę na Uniwersytecie Warszawskim, osobnego muzeum geologii tam nie było; było ono połączone z Muzeum Mineralogicznym. Władimir Prochorowicz, znalazłszy tę okoliczność skrajnie niedogodną,

począł wszystkimi siłami dążyć do rozdzielenia muzeów i to osiągnął. Wówczas jego maleńkie muzeum, obejmując tylko jeden, choć piękny, zbiór sławnego polskiego geologa [Georga G.] Puscha, pozostawało wciąż ubogie, ale Władimir Prochorowicz nie upadał na duchu i z niezłomną energią zaczął zabiegać o jego uzupełnienie; sam zbierał eksponaty, jego uczniowie również przynosili swoje grosze, i jeśli tylko było trochę pieniędzy w Gabinecie, natychmiast kupował kolekcje" (Amalicka 1925, p. 4).

Po objęciu stanowiska profesora Amalicki został przyjęty bez głosowania na członka Towarzystwa Przyrodników przy Cesarskim Uniwersytecie Warszawskim i od razu aktywnie włączył się w życie i pracę Towarzystwa, dając liczne wykłady podczas walnych zebrań i na posiedzeniach oddziału biologicznego i fizyko-matematycznego. Władimir Amalicki był praktycznie jednym z założycieli Towarzystwa, zapewniającym jego finansowanie i nieprzerwane działanie przez prawie 15 lat. Od 1891 do 1899 roku Amalicki był nieustającym sekretarzem Towarzystwa i redaktorem *Protokołów walnych zgromadzeń*, publikowanych w *Pracach Warszawskiego Towarzystwa Przyrodników*. „Będąc z wyboru sekretarzem Towarzystwa, wykazał wiele energii, stając się inicjatorem szerokiej wymiany publikacji [...] Towarzystwa na publikacje innych instytucji badawczych i stowarzyszeń, i tym dał początek bibliotece Towarzystwa" (Żandr 1919, p. 24). Zaczynając swoją działalność jako sekretarz, niedługo będąc vice-przewodniczącym a potem przez kilka lat przewodniczącym oddziału biologicznego Towarzystwa, w końcu objął stanowisko przewodniczącego połączonych oddziałów biologicznego i fizyko-matematycznego. Połączenie tych oddziałów miało związek z rewolucyjnymi wydarzeniami na początku XX wieku.

Oprócz tego wszystkiego, w murach Uniwersytetu Warszawskiego Władimir Amalicki ujawnił się jako wybitny wykładowca. „Jego wykłady były jednymi z najczęściej odwiedzanych, bo prowadził je żywo, obrazowo i wnosił w nie wiele indywidualności. Przywiązywał wielką wagę do naukowych wycieczek, organizował je regularnie i na dużą skalę, dając sobą przykład wytrwałości i małych wymagań pod względem komfortu [...] Koniec wycieczki zwykle dawał powód do wyrażenia mu serdecznej wdzięczności, co niekiedy przeradzało się owację na cześć ulubionego i tak przystępnego kierownika" (Żandr 1919, p. 24). Pod kierownictwem Władimira Amalickiego ukształtowali się tak utalentowani uczeni geolodzy i paleontolodzy, jak Stanisław Karczewski [1878–1954], Paweł Koroniewicz, Paweł A. Prawosławlev (1873–1941), A.M. Skripnikow, czy przede wszystkim Dmitrij N. Sobolew (1872–1949), geolog i paleontolog, który ukończył studia na Uniwersytecie Warszawskim w 1898 roku a od 1914 był profesorem i kierownikiem katedry geologii Uniwersytetu w Charkowie. Amalicki zawsze okazywał wszelką możliwą pomoc młodym uczonym, wykorzystując do tego wszystkie dostępnemu środki finansowe i administracyjne.

Szkielety parejazaurów Scutosaurus *zmontowane w Warszawie (Lankester 1906, fig. 157)*

W 1891 roku Władimir Amalicki wraz z żoną odwiedził Niemcy i Austrię, gdzie badał zbiory permskich małży w Königliche Mineralogische Museum w Dreźnie, Paläontologisches Museum w Monachium oraz w prywatnej kolekcji dr [H.A.?] Rödera. Wyniki tych badań zostały później włączone do jego pracy habilitacyjnej.

Wiosną 1892 roku Amalicki obronił na Uniwersytecie Petersburskim pracę habilitacyjną (doktorską według rosyjskiej terminologii) *Materiały do poznania fauny systemu permskiego Rosji*, której główna część ukazała się w Warszawie w tymże roku pod taką samą nazwą. Amalicki planował publikację kilku prac pod tym tytułem; niestety, wyszedł tylko jeden tom o Anthracosiidae (Amalicki 1892). W dysertacji, na podstawie materiałów ze zbiorów autora, zbiorów z Uniwersytetu Petersburskiego i Instytutu Górnictwa, po raz pierwszy zostały zbadane i opisane permskie małże z Rosji, które posłużyły za podstawę do

Szkielet drapieżnego gada ssakokształtnego Inostrancevia *z permu Północnej Dźwiny w ekspozycji muzealnej na Uniwersytecie Warszawskim (Lankester 1906, fig. 160)*

wydzielenia w permie trzech biozon; przeprowadzona została też rewizja wszystkich znanych wówczas permskich małży z całego świata. Na podstawie swoich badań i powołując się na wypowiedzi znanych geologów Edwarda Suessa, Melchiora Neumayra i Richarda Owena o podobieństwie fauny i flory rosyjskiego permu z tymiż w Południowej Afryce i Indiach, Amalicki stwierdził, że „[...] osady słodkowodne formacji Karoo [...] i tak zwanych «Damuda Schichten» z grupy Gondwana [...] zarówno ze względu na słodkowodny charakter, jak i czas osadzenia, mogą być porównywane z permską formacją marglisto-piaszczystą Rosji [...] jedność tak rozpowszechnionych w osadach permu Rosji i formacji Karoo organizmów, jak *Palaeomutella*, może [...] dać mniej lub bardziej wiarygodne podstawy do korelacji utworów słodkowodnych formacji permskich Rosji i Afryki" (Amalicki 1892, p. 149). W wersji skróconej za sugestią słynnego paleontologa, profesora uniwersytetu w Monachium, Karla Alfreda von Zittela (1839–1904), praca ta została przetłumaczona przez Annę Amalicką na język niemiecki i opublikowana w *Palaeontographica* (Amalitsky 1892).

Świeżo wypreparowana czaszka Inostrancevia *(Lankester 1906, fig. 161)*

W celu poznania fauny i flory permu Południowej Afryki i Indii, Amaliccy od 4 czerwca 1894 do 20 sierpnia 1895 podróżowali po Anglii, gdzie pracowali nad zbiorami British Museum of Natural History i Geological Society of London. Podróż ta ostatecznie przekonała Amalickiego o „podobieństwo małżów górnopermskich marglisto-piaszczystych skał Rosji do takiejż fauny z dolnych Karoo-Beaufort-beds i Kimberley shales (Amalitsky 1895, p. 123), ponadto zasugerował, że „za wiążące ogniwo między tak odmiennymi osadami służą kontynentalne utwory «Damuda» Indii, i dlatego można przyjąć istnienie w epoce późnego permu jednolitego kontynentu rosyjsko-indyjsko-afrykańskiego" (Amalitsky 1895, p. 124). W tejże pracy zauważa Amalicki, że jeśli przeprowadzone zostaną szczegółowe badania szczątków gadów występujących w górnopermskich kontynentalnych utworach Rosji, okażą się one podobne do „afrykańskich Theriodontia" z równowiekowych złóż w Afryce Południowej. Artykuł został opublikowany tego samego roku w języku angielskim (Amalitsky 1895). Za tę wybitną na swoje czasy pracę został przyjęty w 1895 roku w poczet członków Londyńskiego Towarzystwa Malakologicznego (Malacological Society 1902).

Wykopaliska nad Północną Dźwiną

Swoje przemyślenia Władimir Amalicki usiłował przekazać społeczności naukowej na spotkaniach Warszawskiego i Petersburskiego Towarzystw Przyrodników, ale nie zyskał wsparcia. Panujące wtedy wśród uczonych przekonanie o dogłębnej odmienności permskich faun północnych i południowych kontynentów nie pozwalało na obiektywną ocenę jego pionierskich idei. Aby udowodnić swoje racje, Amalicki wraz z małżonką od 1895 do 1897 roku na własny koszt podjął wyprawę rzekami Wytegrą, Suchoną i Północną Dźwiną do regionu występowania kontynentalnych osadów górnego permu. Wyniki obserwacji terenowych publikował corocznie pod wspólnym tytułem *Wycieczka geologiczna na północ Rosji*. Najbardziej znaczące wyniki przyniósł drugi rok badań, gdy znalezione zostały szczątki roślin, które zaliczył do flory *Glossopteris* (dziś określane jako flora *Tatarina*), i pierwsza „niedostatecznie zachowana czaszka jaszczura, prawdopodobnie z Pareiasauria [...] kilka kręgów, część przodu czaszki i część szczęki z dobrze zachowanymi bardzo oryginalnymi zębami" (Amalicki 1897, p. 6).

W rezultacie trzech lat pracy, para Amalickich zebrała imponującą kolekcję, potwierdzającą racje Władimira. W sierpniu 1897 roku materiały przedstawiono na wystawie VII Międzynarodowego Kongresu Geologicznego w Petersburgu. Władimir P. Amalicki przybył z nowymi znaleziskami na kongres bezpośrednio z wyprawy, a że lato było suche, wody rzeki Suchony opadły i przestały po niej pływać parowce, kosztowało go wiele wysiłku i pieniędzy, by trafić na czas do Petersburga. Ale było warto! Słynny brytyjski badacz permskich kręgowców Południowej Afryki, profesor Harry Gover Seeley (1839–1909) przedstawił na Kongresie 3 września wykład, w którym zwrócił uwagę na obecność w zbiorach Amalickiego szczątków dicynodontów i parejazaurów – typowych przedstawicieli późnopermskiej fauny Południowej Afryki (Seeley 1899).

Podobieństwo florystycznych szczątków znalezionych przez Amalickich do tych z późnego permu Gondwany potwierdzili wybitni paleobotanicy – Anglik Albert Charles Seward (1863–1941) i Francuz René Zeiller (Zeiller 1898). Tak więc idee Amalickiego zyskały międzynarodowe uznanie a za swój wkład do geologii został wybrany honorowym członkiem Królewskiego Towarzystwa Geologicznego w Londynie.

W 1898 roku utworzony został Warszawski Instytut Politechniczny, którego dyrektorem został Aleksander E. Lagoria (1852–1917). Władimir P. Amalicki objął zwolnione przez niego stanowisko profesora zwyczajnego geologii na Uniwersytecie Warszawskim. Tegoż roku przedstawił do rozpatrzenia Petersburskiemu Towarzystwu Przyrodników program, „zgodnie z którym [...] zaproponowano przeprowadzenie szczegółowych wykopalisk organicznych szczątków w rejonie dolnego nurtu Suchony koło Opok i Północnej Dźwiny koło Kotłasa" (Amalicki 1900, p. 13). Na ten cel Towarzystwo przyznało 500 rubli, wsparto zarazem prośbę do Ministerstwa Oświecenia Publicznego o przyznanie dotacji w tejże wysokości, a po zakończeniu prac w 1899 r. pokryto przekroczenie wydatków o 490 rubli.

Systematyczne prace wykopaliskowe rozpoczęły się 17 czerwca 1899 roku na prawym brzegu Małej Północnej Dźwiny w gminie wotłożemskiej powiatu wielikoustjużskiego w pobliżu wsi Jefimowska, w miejscu zwanym Sokołki. „W czerwcu 1899 roku profesor wydzierżawił kawałek ziemi w Sokołkach i wynajął miejscowych chłopów, który z radością zgodzili się łamać kamień za kieliszek wódki i trzy kopiejki dziennie. Początkowo nakazano im rozbijać wszystkie konkrecje leżące na brzegu i stopniowo wspinać się po dużych stopniach-tarasach. Niestety, kopiącym stale przeszkadzały spadające kamienie. Przy każdym silniejszym uderzeniu łomu czy łopaty na głowy spadały garści piasku, a także ciężkie głazy. W końcu z urwiska runęła wielka płyta i Amalicki postanowił dobrać się do soczewki od góry, wykonując wykop na skraju skarpy.

Lecz szczęście ponownie zaczęło grać w chowanego z profesorem. Nie trafiał ani na czaszki, ani na szkielety. Do tego chłopi nie dowierzali Amalickiemu, wierząc, że szuka nie kości, lecz złota. Między sobą nazywali wykopaliska nie czym innym, lecz «kopalnią». Przekonać ich się nie udawało. Robotnicy ukrywali kości i wieczorami starali się wydobyć z nich złoto. Uderzali w nie, kruszyli, rozżarzali w ogniu, a nawet próbowali kuć. Nic z tego nie wychodziło, więc chłopi zdecydowali, że «tajemnicze zaklęcie», które zamienia kamień w złoto, zna tylko profesor. Przestali kraść skamieniałości, lecz wkrótce pojawiło się inne nieszczęście. Pod koniec lipca, w najgorętszym porze, ledwie pokazały się konkrecje ze szkieletami, we wsiach wybuchła epidemia wąglika.

W gminie zaczęto rozpowiadać, że jest to wina profesora, który «rozkopał stary bydlęcy cmentarz». «Trupy» starożytnych bestii, wyciągnięte z piasku, rzekomo zaczęły roztajać, rozkładać się i rozprzestrzeniać zarazę. Pasażerowie żeglujący po rzece podsycali plotki, twierdząc, że nad wykopaliskami «płonie» powietrze a robotnicy zakrywają twarze chusteczkami od smrodu.

Ludność guberni była biedna. W wielu zagrodach było ledwie po jednym koniu i krowie. Ich strata to potworny wstrząs. Bywały wypadki, kiedy w latach epidemii cholery i ospy całe wioski wszczynały bunt, chłopi z rozpaczy szaleli, nadziewali na widły lekarzy, a geodetów zabijali kołkami. Doskonale pojmując wiszące nad nim zagrożenie, Amalicki posłał po weterynarza do Kotłasu i rozdał swoim pracownikom sublimat i kwas karbolowy, doradzając nie wypędzać bydła na pastwisko. Ci wykonali jego zalecenia, ale zrozumieli je po swojemu: «Dzięki, panie, że pożałowawszy nas, nie zsyłasz na nas zarazy» – kłaniali się Amalickiemu" (Nielichow 2010, p. 167).

Wbrew wszystkim nieszczęściom już pierwszy rok wykopalisk przyniósł nadzwyczajne wyniki. Władimir Amalicki natknął się na dużą konkrecję, zawierającą kompletną czaszkę parejazaura, za którą ciągnął się jeszcze rząd konkrecji. Okazało się, że w tym miejscu mocno scementowany piaskowiec otaczał cały szkielet około czterometrowej długości, leżący na plecach. W środkowej części soczewki znaleziono kilka kompletnych szkieletów, leżących ściśle obok siebie. Najpierw odkryto trzy z nich, należące do dużych drapieżnych gadów – inostrancewii, a pod nimi jeszcze trzy szkielety roślinożernych parejazaurów. W sumie było to pięć całych szkieletów, pięć szkieletów mniej kompletnych i wiele skupień konkrecji z kośćmi i czaszkami, należącymi tak do gadów, jak i labiryntodontów. Całkowita waga wydobytych konkrecji z kośćmi wyniosła prawie 20 ton, a materiał zapakowany w 64 skrzynie zajął dwa wagony.

Unikatowe kolekcje zebrane w Sokołkach zainteresowały światową społeczność naukową. Karl A. von Zittel z Paläontologisches Museum w Monachium zaproponował Władimirowi Amalickiemu nieograniczony kredyt na kontynuowanie prac ziemnych i dowolną cenę na zebrany materiał. Podobną propozycję dał Arthur Smith Woodward (1864–1944) w imieniu British Museum. Amalicki odrzucił te oferty, ponieważ uważał, że kolekcja powinna pozostać w Rosji. Jednakże dwa szkielety zostały sprzedane: jeden do Niemiec za 20 000 marek, drugi do Museo Civico di storia Naturale w Mediolanie za 40 000 franków (Baskin 1901). Aby kontynuować wykopaliska i preparację zbiorów, niezbędne było dużo pieniędzy. W związku z tym Amalicki zaapelował do Petersburskiego Towarzystwa Przyrodników i jego przewodniczący, Aleksander A. Inostrancew „Dzięki swojemu wielkiemu autorytetowi, wytrwałości i energii [...] dokonał tego, że Towarzystwo, za pośrednictwem swojego honorowego przewodniczącego, Jego Cesarskiej Wysokości Wielkiego Księcia Aleksandra Michajłowicza, wyjednało u rządu dotację na dalsze wykopaliska i opracowanie materiałów w wysokości 10 000 rubli rocznie przez pięć lat" (Amalicki 1901a, pp. 80–81).

Niezwykle trudne zadanie preparacji stale przyrastających zbiorów przyszło Amalickiemu rozwiązać od podstaw. Został wysłany za granicę dla poznania zagadnień preparacji w brukselskim Institut royal des Sciences naturelles de Belgique i w British Museum of Natural History, a także w paleontologicznych pracowniach Paryża, Berlina, Monachium i Wiednia. Potem zorganizował w Warszawie i wyposażył pierwszą w cesarstwie rosyjskim paleontologiczną pracownię preparacyjną, do której sprowadzeni zostali doświadczeni kamieniarze [podobno z Powązek – JD].

Laury sławy

Jednocześnie trwała działalność społeczna Amalickiego. W 1899 roku został wybrany członkiem zarządu Warszawskiego Towarzystwa Przyrodników jako przedstawiciel oddziału biologii. Zaproponowano mu stanowisko przewodniczącego Komisji Popularyzacji i Metodyki Nauk Przyrodniczych, nowo utworzonej przy Towarzystwie, której był jednym z inicjatorów. Jednak Władimir Amalicki odmówił, ze względu na dużą liczbę innych powinności. W 1900 roku został wybrany przewodniczącym oddziału biologii Towarzystwa, a później wielokrotnie był wybierany na to stanowisko.

20 września 1901 roku na posiedzeniu Moskiewskiego Towarzystwa Przyrodników „Pan Prezydent N.A. Czkałow, wskazując na wybitne osiągnięcia naukowe prof. V.P. Amalickiego w Warszawie, zaproponował w imieniu Rady jego wybór na honorowego członka Towarzystwa. Wniosek został przyjęty jednomyślnie" (Protokół MOIP 1901, p. 26). Władimir P. Amalicki został zaproszony do wygłoszenia wykładu na dorocznym zebraniu Towarzystwa, które miało się odbyć 3 października, ale ze względu na jego chorobę przełożone zostało na 17. To doniosłe wydarzenie zgromadziło dużą publiczność; do członków i społeczności Moskwy rozsyłano specjalny program-zaproszenie.

Pod koniec 1901 roku, od 20 do 30 grudnia, w Petersburgu odbywał się XI Zjazd Rosyjskich Przyrodników i Lekarzy. Na pierwszym walnym zebraniu Władimir Amalicki został wybrany do komitetu zarządzającego Zjazdu jako przedstawiciel sekcji geologii. 24 grudnia pod jego honorowym przewodnictwem odbywała się poranna sesja sekcji geologii i mineralogii; na zakończenie zademonstrował członkom sekcji szkielet *Inostrancevia* i dwa *Scutosaurus* oraz czaszkę dicynodonta *Gordonia annae*. Północnodźwińskie kolekcje były wystawiane podczas zjazdu na widok publiczny w sali Piotra

I Uniwersytetu. Na wspólnym posiedzeniu uczestników XI Zjazdu oraz oddziału geologii i mineralogii Petersburskiego Towarzystwa Przyrodników 28 grudnia Władimir Amalicki wygłosił wykład, w którym obwieścił, że „podczas trzech lat wykopalisk wydobyto do 4000 pudów [65 ton] konkrecji, które oprócz pojedynczych kości mogą dostarczyć do 40 całych szkieletów [...] W urządzonej ze środków przekazanych przez Petersburskie Towarzystwo Przyrodników pracowni paleontologicznej jest wypreparowanych obecnie osiem szkieletów dużych gadów" (Amalicki 1901b, p. 380). Na zjeździe tym Amalickiego wybrano członkiem trzech komisji do badania niszczycielskiej działalności mórz i rzek, denudacji i procesów dyslokacyjnych.

Latem 1903 roku małżeństwo Amalickich przeprowadziło fascynującą i pouczającą podróż przez Ocean Lodowaty i północne rzeki Rosji. Po powrocie Władimir napisał raport, w którym oprócz swoich obserwacji zawodowych opisał spotkania z ciekawymi ludźmi tego regionu (Amalicki 1903).

Wraz z tym rozszerzała się i rosła popularność Władimira Amalickiego jako wykładowcy. „Jako profesor, W.P. Amalicki był nie tylko dobrym mówcą, zawsze gotowym dzielić się swoją wiedzą z uczniami, ale nadzwyczajnie miłym, pomocnym, żarliwie kochającym swoich uczniów. Nawzajem kochali go jak ojca, i zawsze przychodzili do niego ze swoimi smutkami i radościami, wiedząc, że znajdą u niego współczucie, dobrą radę, a nierzadko i materialną pomoc" (Amalicka 1925, p. 4).

Działalność publiczna

W 1903 roku Władimir Amalicki został profesorem nadzwyczajnym geologii Warszawskiego Instytutu Politechnicznego, a w 1904 (po odejściu prof. Lagorii na rządową posadę w Petersburgu) profesorem zwyczajnym i dziekanem wydziału górniczego. Zaproponowano mu również stanowisko pełniącego obowiązki dyrektora Instytutu, ale pod warunkiem opuszczenia uniwersytetu. W tym czasie nastąpiły narodowe niepokoje studenckie w Polsce. Przed wykładowcami stanął dylemat: albo zrezygnować z pracy albo przejść na język polski. Ale pojawiła i inna możliwość, którą przedłożyła grupa wykładowców pod przewodem Władimira Amalickiego. Na posiedzeniu senatu uniwersytetu zaproponowali, by wystąpić do Ministerstwa Oświecenia Publicznego o pozwolenie utworzenia nowych instytucji kształcących w innych miastach Rosji na bazie istniejącego zespołu dydaktycznego Uniwersytetu i Politechniki w Warszawie. W pewnym sensie historia się powtórzyła: Amalicki, z lwią częścią polskiej krwi, podobnie jak jego dawny krewny Aleksander Hillary Połubiński, w trudnych czasach stanął po stronie rosyjskiej korony.

Postanowieniem ministra oświecenia Publicznego Piotra M. Kauffmana (1857–1926) z 22 listopada 1906 roku przy ministerstwie powstała specjalna Komisja do Urządzenia Wyższych Uczelni Rosji pod przewodnictwem Władimira Amalickiego. Komisja zbadała nie tylko możliwości organizacji w największych miastach Rosji uniwersytetu i politechniki, ale też ogólne zagadnienia szkolnictwa wyższego w kraju. Członkowie Komisji rozpatrzyli szanse utworzenia szkół wyższych w wielu miastach Rosji. „2 grudnia 1906 roku w Smoleńsku odbyło się spotkanie, w którym uczestniczyli profesor Uniwersytetu Warszawskiego Amalicki, członkowie Zarządu miasta, przedstawiciele organizacji społecznych, organów ochrony zdrowia i placówek oświatowych. Amalicki poinformował, że w Ministerstwie Oświecenia Publicznego rozpatruje się zagadnienie utworzenia w europejskiej części Rosji nowego uniwersytetu, ponieważ większość z istniejących jest przepełniona. Przy czym Uniwersytet Warszawski jest obecnie zawieszony i pojawił się pomysł wykorzystania jego zasobów naukowych i akademickich dla nowej instytucji kształcącej. W Ministerstwie utworzona została komisja, której jest on członkiem, do rozpatrzenia zagadnienia, w którym z miast byłoby celowe otworzyć uniwersytet. Kluczową rolę w takim wyborze ma dogodność jego geograficznego położenia, perspektywy przyszłego rozwoju i pomoc materialna ze strony samorządu lokalnego oraz struktur społecznych. Komisja wskazała już szereg takich miast w następującej kolejności: Woroneż, Smoleńsk, Jarosław, Witebsk, Mińsk, Saratow i Niżny Nowgorod. Dla ostatecznego określenia wszystkich miejscowych okoliczności, do każdego z miast skierowano delegata. Na utworzenie nowego Uniwersytetu rząd zapewni niezbędne środki ze skarbu. Jednak, by dokonać ostatecznego wyboru spośród miast, konieczne jest uzyskać dane o ewentualnych miejscowych darowiznach do jego założenia"

Władimir P. Amalicki (drugi od prawej) w składzie komisji do spraw organizacji wyższych uczelni Rosji i utworzenia uniwersytetu w Saratowie (rok 1907)

(Smoleńska Państwowa Akademia Medyczna, strona internetowa).

Już w 1907 roku został przekazany Ministerstwu raport z propozycjami w odniesieniu do pewnych rosyjskich miast, a Rada Ministrów wydała decyzję o organizacji uniwersytetu w Saratowie zaś Instytutu Politechnicznego w Nowoczerkasku. Władimir Amalicki bezpośrednio kierował Komisją do organizacji uniwersytetu w Saratowie, w której skład wchodzili profesorowie: G.W. Demczenko – doktor habilitowany prawa, Aleksandr A. Żandr (1855–1920) – doktor zoologii, doktor habilitowany medycyny, Jemieljan A. Nieznamow (ur. 1861) – okulista, doktor habilitowany medycyny, Piotr V. Nikolski (1858–1940) – dermatolog, wenerolog, doktor habilitowany medycyny, Nikołaj G. Uszyński (ur. 1863) – patolog, bakteriolog, doktor habilitowany medycyny, Iwan P. Filewicz (1856–1913) – historyk, publicysta, doktor habilitowany historii, Aleksiej I. Szczerbakow (ur. 1858) – terapeuta, doktor habilitowany medycyny. „30 października 1908 r. Ministerstwo Oświecenia Publicznego wniosło do Dumy Państwowej opracowany przez wyznaczoną Komisję projekt ustawy o ustanowieniu uniwersytetu w Saratowie, który został przyjęty przez Dumę bez zmian" (Żandr 1919, p. 28). Spodziewano się, że realizacja przyjętego przez Dumę Państwową i Radę Państwa projektu ustawy o uniwersytetu w Saratowie będzie powierzone komisji, która go przygotowała. Jednak poprzedni minister podał się do dymisji, „ministrem został A.N. Szwarc i stosunek do komisji radykalnie się zmienił: nie tylko żaden z członków komisji nie otrzymał takiej propozycji, ale nawet nie skierowano do nich zwykłego podziękowania od Ministra Oświecenia Publicznego za ich ogromny, nieodpłatny trud, który jednak Ministerstwo wykorzystało całkowicie i sprawa została przydzielona nowym ludziom" (Żandr 1919, p. 29). W 1908 roku praca komisji zakończyła się. Władze Saratowa, w przeciwieństwie do ministerstwa, uważały, że uniwersytet powstał dzięki komisji, która to zaproponowała. Dlatego Amalicki w każdą rocznicę utworzenia Cesarskiego Uniwersytetu Mikołajewskiego otrzymywał okolicznościowe telegramy z podziękowaniami od Urzędu Miejskiego i mieszkańców miasta Saratowa. Ponadto wykonano duże zdjęcie członków komisji wraz z byłym ministrem P.M. Kauffmanem, które zostały umieszczone w służbowym biurze prezydenta Saratowa i w sali senatu Uniwersytetu Mikołajewskiego.

W 1908 roku wznowiona została działalność obu instytucji kształcących w Warszawie a Władimir Amalicki został jednogłośnie wybrany dyrektorem Warszawskiego Instytutu Politechnicznego na czteroletnią kadencję. Pozostał równoczesnym dziekanem wydziału górniczego. Wraz ze stanowiskiem uzyskał służbowe mieszkanie na Nowowiejskiej 36. Znalazłszy się na stanowisku doprowadził do podwyżki uposażeń nauczycieli i pracowników, zorganizował towarzystwo pomocy dla studentów i zalegalizował stowarzyszenia studenckie. Za jego rządów otwarto w budynku Instytutu łaźnię dla studentów, zorganizowane opiekę medyczną i zbudowano stołówkę. Ponadto przeniósł pracownię preparatorską z Uniwersytetu do Instytutu Politechnicznego i powiększył stan zatrudnionych. W 1912 roku Władimir Amalicki wybrany został na drugą kadencję jako dyrektor, zwalniając stanowisko dziekana.

W czasach dyrektorstwa pod jego zwierzchnictwem pracował jako wykładowca botaniki profesor Michaił S. Cwiet (1872– 1919), twórca adsorpcyjnej metody chromatograficznej analizy substancji. W 1910 roku Amalicki wsparł go podczas obrony pracy habilitacyjnej *Chromofile w świecie roślinnym i zwierzęcym* w murach Uniwersytetu Warszawskiego.

Powrót do Rosji

Od 1908 wznowione zostały prace wykopaliskowe pod Kotłasem, przerwane w 1905 roku, które trwały do 1914 roku. Kolekcja nieuchronnie się rozrastała i Amalicki postanowił

przekazać ją Rosyjskiej Akademii Nauk. W 1908 roku doszło do porozumienia między Akademią Nauk a Radą Petersburskiego Towarzystwa Przyrodników, zgodnie z którym wszystkie kolekcje Amalickiego oraz obowiązki preparacji i kontynuacji wykopalisk przechodzą w kompetencje Muzeum Geologicznego Akademii. Jednak transfer ten został wstrzymany na długi czas a rozpoczęta w 1914 roku pierwsza wojna światowa pomieszała wszelkie plany Amalickiego. Wykopaliska przerwano i pojawiły się nowe problemy ewakuacji zbiorów i Instytutu. Budynek i majątek nieruchomy przekazany został miejscowemu komitetowi obywatelskiemu. „Warszawski Instytut Politechniczny, a wraz z nim profesor Amalicki, jego pracownia i wszystkie skamieniałości zostały ewakuowane; do Moskwy skierowany został Instytut wraz z pełnym składem pracowników a skamieniałości wysłano do Piotrogrodu do Akademii Nauk. W październiku 1914 roku, Instytut wraz z pracownikami wrócił do Warszawy, gdzie przebywał do czerwca 1915 roku, kiedy ostatecznie został ewakuowany do Moskwy, gdzie spędził cały 1915 r. do lipca 1916" (Amalicka 1925, p. 2).

Podczas tych perypetii powracała kwestia rozwiązania Warszawskiego Instytutu Politechnicznego. Dzięki doświadczeniu w pracy administracyjnej Władimirowi Amalickiemu udało się zrewidować tę decyzję i przenieść Instytut w całości do miasta Niżny Nowgorod na zaproszenie tamtejszej społeczności. Wraz z Instytutem latem 1916 roku do nowej lokalizacji przeniesiono pracownię paleontologiczną i częściowo kolekcję północnodźwińską.

„Podniosłe otwarcie Warszawskiego Instytutu Politechnicznego w Niżnym Nowgorodzie odbyło się 1 października 1916 roku w budynku Władimirskiej Uczelni Realnej [....] Władimir Prochorowicz Amalicki, dyrektor Warszawskiego Instytutu Politechnicznego, w swojej mowie powitalnej w dniu otwarcia, tak przedstawił perspektywy uczonych z Instytutu na ziemi niżegorodzkiej: «Niżny Nowgorod znajduje się w centrum Niziny Rosyjskiej. Jej przeszłość geologiczna przedstawia sobą majestatycznie spokojne następstwo mórz i kontynentów, którego rezultatem jest cały szereg nawarstwień, wyrażających budowę wnętrza Ziemi z jego bogactwami mineralnymi i wodonośnymi arteriami. Ta sama geologiczna przeszłość nadała nowoczesne oblicze równinie, z jej wodnymi przestrzeniami, arteriami, reliefem, glebami, królestwami roślin i zwierząt. Dziedzictwem rezultatów historii rosyjskiej równiny są jej bogactwa mineralne – gliny, piaski, wapienie, sole morskiej wody, bogactwa rud, ropy naftowej, węgla kamiennego, torfu i gleby z doskonałym czarnoziemem. Na tej geologicznej arenie rozwija się rozległa działalność wydziału górniczego, z jego inżynierami górnictwa, metalurgami, geologami, hydrogeologami i pedologami. Te same bogactwa mineralne, po dołączeniu produktów z królestwa roślinnego i zwierzęcego, okazuje się rozległym polem działania inżynierów-technologów, chemików w obszarach ogólnych technologii, przemysłu chemicznego, technologii materiałów budowlanych, szkła i porcelany, technologii barwników, ropy naftowej, węgla i torfu, materiałów organicznych, spożywczych i całego wachlarza innych produktów chemicznych.

Wydział mechaniczny, prócz rzędu ogólnych dyscyplin badań materiałów budowlanych, silników parowych, mechanicznej obróbki metali i drewna, specjalności elektrycznych, znajdzie rozległe zastosowanie swojej aktywności w przedsiębiorstwach młynarskich, w produkcji maszyn rolniczych i w nerwie życia wołżańskiego – w budowie maszyn rzecznych (silników okrętowych) i budowie urządzeń do pogłębiania dna.

Wydziału inżyniersko-budowlanego oczekuje szerokie pole zastosowań jego zapału w dziedzinie budownictwa kolejowego, dróg gruntowych, budowy urządzeń dróg wodnych, mostów, tuneli, budownictwa miast i wsi, urządzeń hydraulicznych i melioracyjnych, w dziedzinie melioracji rolnej rekultywacji a także budownictwie architektonicznym.

Majestatyczna Wołga, matka największej na świecie floty rzecznej, niania Rosji, wzywa do korzystania z jej siły i bogactw, zjednoczenia w tym trudu przyrodnika, geologa, hydromechanika, inżyniera górniczego, budowniczego; potrzebuje specjalistycznych uczelni dla przemysłu stoczniowego, hydrologii i hydromechaniki.

Rozległe zadania Instytutu odpowiadają różnorodności bogactwa i ekologicznych uwarunkowań Powołża»"(Kuzniecowa 2005).

W roku 1916 Władimira Amalickiego wybrano honorowym członkiem Rosyjskiego Towarzystwa Mineralogicznego, 14 maja – stałym członkiem Towarzystwa Miłośników Przyrody, Antropologii i Etnografii przy Uniwersytecie Moskiewskim, a 28 grudnia – ho-

norowym członkiem Petersburskiego Towarzystwa Przyrodników. W tym samym roku Amaliccy obchodzili swoje srebrne gody; otrzymali mnóstwo telegramów od krewnych i bliskich przyjaciół z gratulacjami i życzeniami długiego życia.

Prace nad organizacją Niżegorodzkiego Instytutu Politechnicznego były już zakończone, gdy nastąpiła rewolucja lutowa w 1917 roku i zmieniła się polityka państwowa w zakresie szkolnictwa wyższego. Przed Amalitskim pojawił się dylemat: albo pozostać malowanym dyrektorem albo podać się do dymisji. 14 marca 1917 Niżegorodzki Komitet Wykonawczy Rządu Tymczasowego nakazał zmienić nazwę „Warszawski Instytut Politechniczny" na „Niżegorodzki Instytut Politechniczny" i wówczas, w poczuciu spełnionej powinności, Władimir Amalicki przeszedł na emeryturę, choć zwracali się do niego przedstawiciele nowego rządu z prośbą o pozostanie dyrektorem. *Nota bene*, wiosną 1918 roku Instytut został zamknięty, by zablokować możliwość ubiegania się strony polskiej o zwrot majątku uczelni. Na jej bazie, przez połączenie z miejscowa szkołą rolniczą, utworzony został uniwersytet.

Doświadczenia z ostatnich lat znacznie nadwątliły zdrowie Amalickiego. Lekarze, zaalarmowani jego stanem, zalecili leczenie w sanatorium na południu, ale było już za późno. Amaliccy byli w Kisłowodzku, gdy zdarzyło się nieszczęście. „Za radą lekarzy został w Kisłowodzku i na sezon zimowy, ale zima dla niego okazała się fatalna: rzadkie górskie powietrze, przy niebywale dla tych miejsc silnych mrozach, okazały się ponad siły jego chorego serca i 15 grudnia zmarł nagle na atak dławicy piersiowej (zawał serca z powodu choroby wieńcowej – SP), zmarł jak wierny żołnierz na swoim stanowisku, bowiem pół godziny przed śmiercią pisał swoją pracę (Pareiasauridae) i poczuł się źle; przywołano lekarza, ale nic nie można było zrobić: dwa ataki dławicy piersiowej, jeden za drugim, zabrały go w 57. roku życia" (Amalicka 1925, p. 3).

Losy zbiorów

Po śmierci Władimira Prochorowicza Amalickiego Anna Pietrowna Amalicka znalazła się w obcym mieście bez środków do życia, mimo że państwo przydzieliło jej emeryturę po mężu w wysokości 3300 rubli rocznie. Pieniędzy tych nie wystarczało i przez trzy lata Anna musiała utrzymywać się z prac dorywczych. W 1920 roku pracownię paleontologiczną i materiały zmarłego rozporządzeniem Akademii Nauk przewieziono z Niżniego Nowgorodu do Piotrogrodu. Powołano specjalną północnodźwińską komisję do opracowania naukowego dziedzictwa Amalickiego pod przewodnictwem prezesa Akademii, Aleksandra P. Karpinskiego. Annie Amalickiej zaproponowano stanowisko pracownika naukowego w Muzeum Geologicznym Akademii w nowo utworzonym oddziale – Galerii Północnodźwińskiej. Tu pracowała jako konserwator zbiorów do przeniesienia galerii do Moskwy w 1936 roku i przeszła na emeryturę w 1937 roku. Jej staraniem kolekcja została doprowadzona do porządku, okazy ponumerowane, zaetykietowane i skatalogowane. Na sesję XVII Międzynarodowego Kongresu Geologicznego, który odbył się w Moskwie w dniach 21–29 lipca 1937 roku, Amalicka została zaproszona jako „honorowy kurator" północnodźwińskiej kolekcji kręgowców, zmontowanej w nowym budynku Muzeum Paleontologicznego Akademii Nauk ZSRR w Moskwie.

W latach 20. i 30. ubiegłego stulecia Anna Amalicka opublikowała dwa opracowania, w których fascynująco opowiedziała o podróży Amalickich latem 1903 statkiem po północnych morzach, od Archangielska do wyspy Wajgacz. W publikacjach tych są cenne informacje o życiu i bytowaniu mieszkańców dalekiej północy Rosji na początku XX wieku, jak również obserwacje geologiczne, meteorologiczne i ekologiczne o tym surowych krajach (Amalicka 1924, 1930). Anna Pietrowna Amalicka zmarła 23 kwietnia 1939 roku w Leningradzie w domu starości dla uczonych (Prawosławlew 1940).

Władimir Amalicki pozostawił dużą liczbę utworów rękopiśmiennych; część z nich ukazała się drukiem dzięki staraniom Komisji Północnodźwińskiej. Pośmiertne publikacje Amalickiego obejmują głównie prace z opisem szczątków przedstawicieli odkrytej przez niego fauny kręgowców (Amalicki 1921a, 1921b, 1927; Amalitsky 1922) i dwie prace geologiczne, zawierające relację z ostatniego roku wykopalisk (Amalicki 1922) i uwagi o Północnej Dźwinie (Amalicki 1931). Większość jego geologicznych rękopisów nie ujrzała światła dziennego (Archiwum W.P. Amalickiego 1946; Edemski 1929) i dostępny w literaturze spis prac jest dalece niepełny. Archiwa Amalickiego i zbiory północno-

dźwińskie pozostają w rozproszeniu. Część zbiorów przywiezionych po II wojnie światowej z Leningradu została zakopana na dziedzińcu starego budynku Muzeum Paleontologicznego Akademii Nauk, część jest w piwnicy i na dziedziniec nowego Muzeum Paleontologicznego w nieuporządkowanej postaci bez etykiet, a tylko niewielka część wystawiona jest w sali...

Władimir Prochorowicz Amalicki miał żywiołowy charakter, bogate i fascynujące życie; jego badania naukowe doprowadziły do istotnego odkrycia, które wpłynęło na rozwój światowej geologii i paleontologii; jego publiczna działalność była skierowana na poprawę jakości życia i wykształcenia otaczających go ludzi, ale jako urzędnik ma zawsze walczył o interesy państwa rosyjskiego. Jego wysiłki zostały nagrodzone Orderem Stanisława III stopnia w 1893 roku i II stopnia w 1896 roku, w tym samym roku srebrnym medalem Pamięci Panowania Cara Aleksandra III od 1881 do 1894 roku. Przeszedł na emeryturę z tytułem zasłużonego profesora zwyczajnego i rangą rzeczywistego radcy stanu. Jego całe życie upłynęło w oddanej służbie swojej Ojczyźnie.

[tłumaczenie Jerzego Dzika]

Literatura

Publikacje W.P. Amalickiego

Амалицкий, В.П. 1885. Горбатовский уезд. Отчет Нижегородскому губернскому земству. *Матлы к оценке земель Нижегородской губернии* 7, 1–263.

Амалицкий, В.П. 1886. Каменноугольная и пермская системы Нижегородской губернии. *Матлы к оценке земель Нижегородской губернии* 13, 1–216.

Амалицкий, В.П. 1887. *Отложения пермской системы Окско-Волжского бассейна (Нижегородская губерния)*, 209 pp. Тип. В. Демакова, СПб.

Амалицкий, В.П. 1890a. Пестрые породы Окско-Волжского бассейна (автореферат). *VIII съезд рус. естество-испыт. и врачей в С.-Петербурге. Отд. 4. Геол. и минерал.* 1–2.

Амалицкий, В.П. 1890b. О фауне пестрых мергелей Окско-Волжского бассейна (автореферат). *VIII съезд рус. естествоиспыт. и врачей в С.-Петербурге. Отд. 4. Геол. и минерал.* 4.

Амалицкий, В.П. 1892. Материалы к познанию фауны пермской системы России. I. Anthracosidae. 151 pp. Варшава.

Amalitsky, W. 1892. Ueber die Anthracosien der Permformation Russlands. *Palaeontographica* 39, 125–214.

Amalitsky W. 1895a. A comparison of the Permian freshwater Lamellibranchiata from Russia with those from the Karoo-System South Africa. *Quarterly Journal of the Geological Society* 51 (3), 337–351.

Амалицкий, В.П. 1895b. Несколько замечаний о верхнепермских континентальных отложениях России и Юж. Африки. *Тр. Варшавского о-ва естествоиспыт* 6 (7), 117–126.

Амалицкий, В.П. 1897. Геологическая экскурсия на Север России в 1896 г. IV. О новых палеонтологических находках в пермских мергелисто-песчаных породах Сухоны и Мал. Сев. Двины. *Тр. Варшавского о-ва естествоиспыт, Прот. отд. биол.* 1 (8), 1–7.

Амалицкий, В.П. 1900. Геологическая экскурсия на Север России. VII. О раскопках в 1899 г. остатков позвоночных животных в пермских отложениях Севера России. *Тр. Варшавского о-ва естествоиспыт. Прот. общ. собрания.* 1 (11), 177–190.

Амалицкий, В.П. 1901a. Раскопки древних позвоночных животных на севере России. *Мир божий* 1 (2), 71–82.

Амалицкий, В.П. 1901b. О новых ящерах, найденных в пермских отложениях, развитых по Сев. Двине (автореферат). *Дневник XI съезда рус. естествоиспыт. и врачей. СПб* 9, 380.

Амалицкий, В.П. 1903. *По Ледовитому океану и Печоре*. 106 pp. Типография Варшавского института глухонемых и слепых, Варшава.

Амалицкий, В.П. 1921a. Dvinosauridae. *Северодвинские раскопки проф. В. П. Амалицкого* 1, 1–20.

Амалицкий, В.П. 1921b. Seymouriidae. *Северодвинские раскопки проф. В. П. Амалицкого* 2, 1–17.

Амалицкий, В.П. 1922a. Отчет о Северо-Двинских раскопках за 1914 г. *Тр. Геол. и минер. музея* 3 (3), 113–117.

Amalitsky W. 1922b. Diagnoses of the new forms of Vertebrates and Plants from the Upper Permian on North Dvina. *Bulletin de l'Academie des Sciences, Saint Petersburg, 6th series* 16, 329–340.

Амалицкий, В.П. 1927. Северо-Двинский теропефат Anna Petri gen. et sp. nov. *Северодвинские раскопки проф. В. П. Амалицкого* 5, 1–10.

Амалицкий В.П. 1931. Дневник наблюдений по Мал. Сев. Двине. *Северодвинские раскопки проф. В. П. Амалицкого* 6, 13–57.

Publikacje o W.P. Amalickim

Амалицкая, А.П. 1923. Северо-Двинские ископаемые чудовища. *Человек и природа* 3 (8–9), 19–30.

Амалицкая, А.П. 1924. На Югорском Шаре. *Человек и природа* 4 (1), 51–58.

Амалицкая, А.П. 1925. Профессор Владимир Прохорович Амалицкий. *Записки Северо-Двинского общества изучения местного края* 1, 1–4.

Амалицкая, А.П. 1930. От Архангельска по Белому морю и Ледовитому океану до устья р. Печоры (выборки из дневников и путевых заметок проф. В. П. Амалицкого). *Изв. гос. рус. геогр. о-ва* 62 (1), 37–46.

Anonymus 1898. Список членов С.-Петербургского общества естествоиспытателей. Отделение геологии и минералогии. *Обзор деятельности СПб о-ва естествоиспыт. за первое двадцатипятилетие его существования 1868–1893*. 19–24. СПб.

Anonymus 1901. Протокол заседания Императорского Московского общества испытателей природы 20 сентября 1901 г. № 6. *Bull. Soc. Imper. Natur. Moscou* 1901 (3–4), 25–29.

Anonymus 1902. Malacological Society of London. List of Members. *Proceedings of the Malacological Society of London* 5 (3), 1–4.

Anonymus 1946. Амалицкий Владимир Прохорович (фонд 316). *Архив Академии наук СССР* 2, 99–100.

Anonymus 2011. *Смоленская государственная медицинская академия. История ВУЗа. XIX век – начало XX века.* http://sgma.info/index.php?option=com_content&task=view&id=50&Itemid=1&date=2011-02-01

Баскин, В. 1901. Гигантское пресмыкающееся парейазавр. *Нива* 6, 119–120.

Борисяк, А.А. 1936. Русские охотники за ископаемыми. *In* Ч.1., Штернберг *Жизнь охотника за ископаемыми*. 247–313. М., Л.

Докучаев, В.В. 1886. Отчет секретаря за 1885 год. *Тр. СПб. об-ва естествоисп.* 16 (2), 112–116.

Едемский, М.Б. 1929. Неизданные труды В.П. Амалицкого по геологическим исследованиям его в бассейне р. Сев. Двины. *Тр. геол. музея* 5, 65–74.

Едемский, М.Б. 1931. Владимир Прохорович Амалицкий (1860–1917). *Северодвинские раскопки проф. В.П. Амалицкого* 6, 5–12.

Ефремов, И.А. 1960. Владимир Прохорович Амалицкий (к 100-летию со дня рождения). *Палеонтол. журн.* 1960 (4), 3–15.

Ефремов, И.А. 1962. Владимир Прохорович Амалицкий (1860–1917). *Люди рус. науки. Геол. и география.* 115–123. Госиздат. физ.-мат. литературы, М.

Ефроп, И.А. 1890. Амалицкий Владимир Прохорович. *In* Ф.А. Брокгауз *Энцикл. словарь* 1а, 603–604. СПб.

Жандр, А.А. 1919. Памяти Владимира Прохоровича Амалицкого. *Прот. засед. об-ва естествоисп. при Донском ун-те. Гл. 1916–1918* 1, 23–32.

Иностранцев, А.А. 1998. *Воспоминания (Автобиография). Подготовка текста, вступительная статья и комментарии В.А. Прозоровского. И.Л. Тихонова.* 272 pp. Центр Петербургское Востоковедение, СПб.

Карпинский, Д.Г. 1986–2010. *Князья Полубинские. Сборник исторических материалов по истории рода.* На правах рукописи. http://www.angelfire.com/ca/korab/Polubinski-genealogy.doc

Карпинский, Д.Г. 1986–2010. *Родственные связи и предки князей Полубинских.* На правах рукописи. http://www.angelfire.com/ca/korab/Polubinski-kinship.doc

Карпинский, А.П. 1918. Некролог В.П. Амалицкого. *Изв. РАН. Сер. 6* 7, 484–486.

Кучнецова, Н. 2005. Высшая техническая школа в Нижнем Новгороде. *Нижегородский университет* 2005 (10) (2035).

Петихов, А.Е. 2010. Драконий погост. Часть 1. *Охотничий двор* 2010 (10), 162–167.

Петров, В.П. 2005. *Воспоминания о камне и о людях, связанных с наукой о камне.* 128 с. ГЛОС М.

Православлев, П.А. 1940. Памяти А.П. Амалицкой. *Природа* 1940 (2), 110–112.

Рождественский, А.К. 1970. Амалицкий Владимир Прохорович. *БСЭ* 1, 503.

Рыбьев, В.Б., Полянская, Т.Ю. 2011. *Справка о директоре бывшего Варшавского, впоследствии Нижегородского политехнического института профессоре В.П. Амалицком (период директорства: 1904–1917 г.г.).* По материалам фонда 2082 центрального архива Нижегородской области. На правах рукописи.

Титов, В. 2005. Здесь когда-то бродил двинозавр. *Двинская правда* 2005 (351).

Тихонович, 1918. Н.Н. Владимир Прохорович Амалицкий (некролог). *Ежегодник РПО* 2, 119–120.

Karpinsky, A.P. 1922. Extracted from inedited memoires of prof. V. Amalitsky. *Изв. РАН* 1922, 329–331.

Lankester, K.R. 1906. *Extinct Animals.* 331 pp. Henry Holt & Company, New York.

Seeley, H.G. 1899. On fossil Reptilies from the Governments of Perm and Vologda. *Comptes rendus du VII Congrès Geological International St.-Petersburg* 3 (10), 179–182.

Woodward, S. 1918. Vladimir Prochorovich Amalitsky. *Geological Magazine, Decade VI* 5 (9), 432–433.

Zeiller, R. 1898. Sur la découverte par M-r Amalitzky de *Glossopteris* dans le Permien supérieur de Russie. *Bulletin de la Société Botanique de France* 45, 392–397.

Instytut Paleobiologii PAN

Twarda 51/55
00-818 Warszawa
tel.22 6566637; fax 226206225
e-mail: paleo@twarda.pan.p
http://www.paleo.pan.pll

Ekspedycja do Wielkiego Karatau

Od 3 do 30 lipca 2006 roku trwała ekspedycja zorganizowana wspólnie przez badaczy z Instytutu Paleobiologii PAN i Instytutu Nauk Geologicznych im. K.I. Satpajewa w Ałma Acie. Otrzymaliśmy niewielkie wsparcie ze strony programu SUBIN Fundacji na rzecz Nauki Polskiej. Ze strony polskiej wyprawą kierował Jerzy Dzik; kazachskim przewodnikiem był Dymitr W. Malachow (Malakhov). Uczestnikami ekspedycji byli Piotr Węgierek z Uniwersytetu Śląskiego, Tomasz Sulej z Instytutu Paleobiologii i Grzegorz Niedźwiedzki (wówczas student Uniwersytetu Warszawskiego), a także trójka pracowników technicznych z Ałma Aty. Jechaliśmy dwoma samochodami terenowymi: ciężarowym i osobowym; ten drugi udał się potem do odsłonięć kambru w górach Mały Karatau (na pewien czas do tej części ekspedycji dołączył Jerzy Dzik).

To była emocjonująca wyprawa. Nasi kazachscy współpracownicy wybrali się w drogę bez map i szybko ją zgubili. Przebijaliśmy się więc samochodami na przełaj przez grzbiety otaczające kotlinę Kaszarata, w której są odsłonięcia skał powstałych z osadów jurajskiego jeziora Karatau. Jedyne ujście rzeczki płynącej dnem kotliny jest przez głęboki na kilkaset metrów kanion – znakomity szlak do spływu. Kiedy z wyschłego stepu wjechalismy do wyżynnej kotliny, przed oczyma stanął rajski krajobraz soczystych ukwieconych łąk i zarośli. W nim stada dudków na drogach, żołny na drutach elektrycznych i kraski wylatujące z nor w gliniastych urwiskach. A także azjatyckie grzechotniki pod kamieniami. Okazało się potem, że z przeciwnej strony można wygodnie przejechać serpentynami asfaltowej szosy przez grzbiet oddzielający kotlinę od świata.

Osłonięcie formacji Karabastau, zwane Aulie, jest wysoko na zboczu nad wioską Kaszarata, ale można doń dojechać polną drogą. Wątły strumyczek wypływający z wapiennych skał dostarcza wody, można więc było rozbić obóz tuż przy miejscu wykopalisk. Miejsc do eksploatacji było wiele, bo te same warstwy powtarzają się w zboczu na różnej wysokości w serii usuwisk. Jary poniżej i kanion wycięte są w czarnych wapieniach morskiego karbonu, których otoczaki stanowią główny składnik zlepieńców pokrywających jurajskie osady jeziorne i tworzących urwiska skalne nad obozem. Zatem zrywaliśmy pracowicie pokłady laminowanego wapienia rozszczepiające się na cienkie arkusze, znajdując setki wspaniale zachowanych skamieniałości. Zgromadziliśmy ich piękną kolekcję.

Odsłonięcia formacji Karabastau są rezerwatem przyrody należącym do parku Narodowego Tian-Shan. By uzyskać zezwolenie na wysyłkę materiałów do Polski, musieliśmy się udać do dyrekcji parku odległej o paręset kilometrów. Droga wiodła przez step do podnóża zaśnieżonych gór, a potem znów do Ałma Aty. Warto było to przeżyć a praca nad materiałami to dalsza część przygody. Jej wstępne rezultaty przedstawiamy w tej broszurze.

Instytut Paleobiologii PAN

MUZEUM EWOLUCJI

www.paleo.pan.pl/museum/museumpl.html
Pałac Kultury i Nauki
(wejście od ulicy Świętokrzyskiej)
00-110 Warszawa
tel.22 6566637, fax 226206225,e-mail: paleo@twarda.pan.pl

Powstałe w 1986 roku Muzeum Ewolucji eksponuje przede wszystkim materiały z ekspedycji paleontologicznych na Pustynię Gobi organizowanych przez Zofię Kielan-Jaworowską oraz z wykopalisk w Krasiejowie koło Opola. Wystawiane są również zbiory muzealne należące obecnie do Muzeum i Instytutu Zoologii PAN, a będące dziedzictwem przedwojennego działu zoologicznego Narodowego Muzeum Przyrodniczego, powołanego dekretem Ministerstwa Wyznań Religijnych i Oświecenia Publicznego z dnia 24 września 1919 roku. Dział Zoologiczny muzeum utworzono wtedy w Warszawie w oparciu o zbiory Gabinetu Zoologicznego Cesarskiego Uniwersytetu Warszawskiego i prywatnego Muzeum Branickich. Po pożarze pomieszczeń na Krakowskim Przedmieściu w 1936 roku muzeum tymczasowo przeniosło się do kamienicy na ulicy Wilczej. W 1953 roku Muzeum włączone zostało do Polskiej Akademii Nauk jako Instytut Zoologii, który prowadził od 1960 roku ekspozycję w Pałacu Kultury i Nauki; zbiory w 1970 roku przeniesione zostały do magazynów w Łomnej pod Warszawą.

GODZINY OTWARCIA:
Wtorek – Sobota: 8.00–16.00
Niedziela: 10.00–14.30
poniedziałki i dni świąteczne: nieczynne

REKLAMA